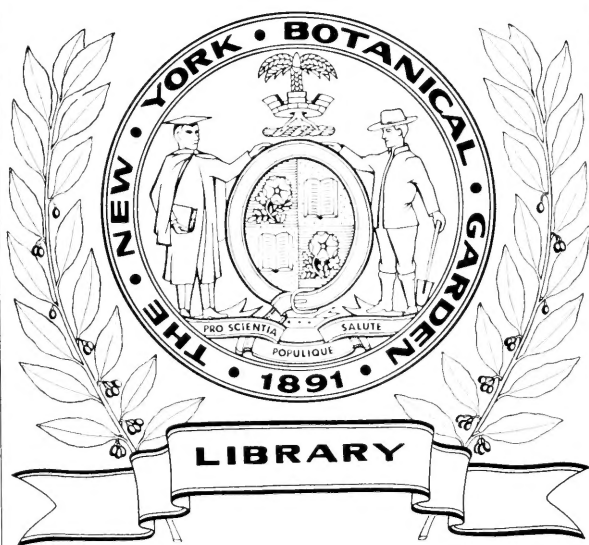




XM  
.03

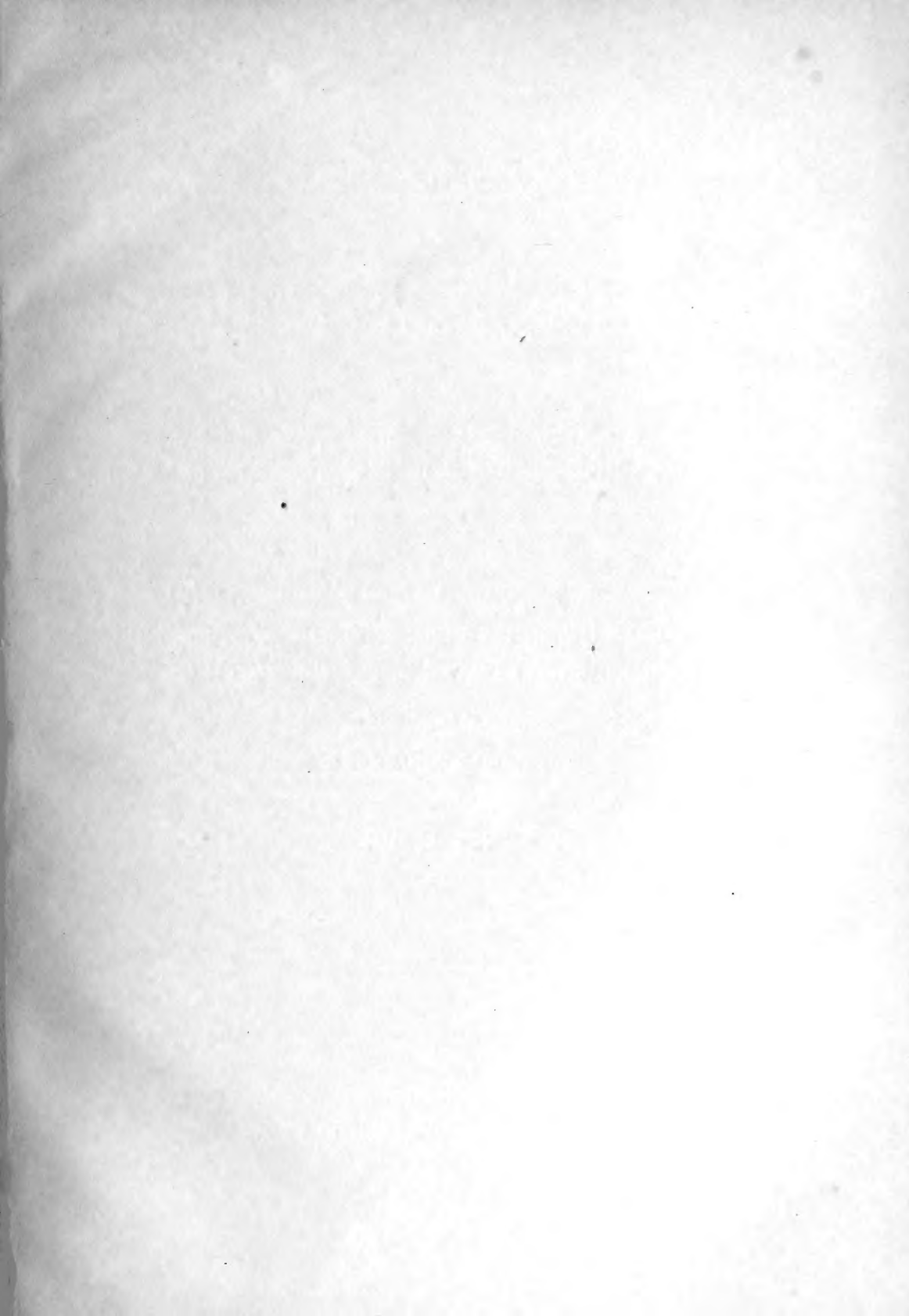
vol. 16  
1916

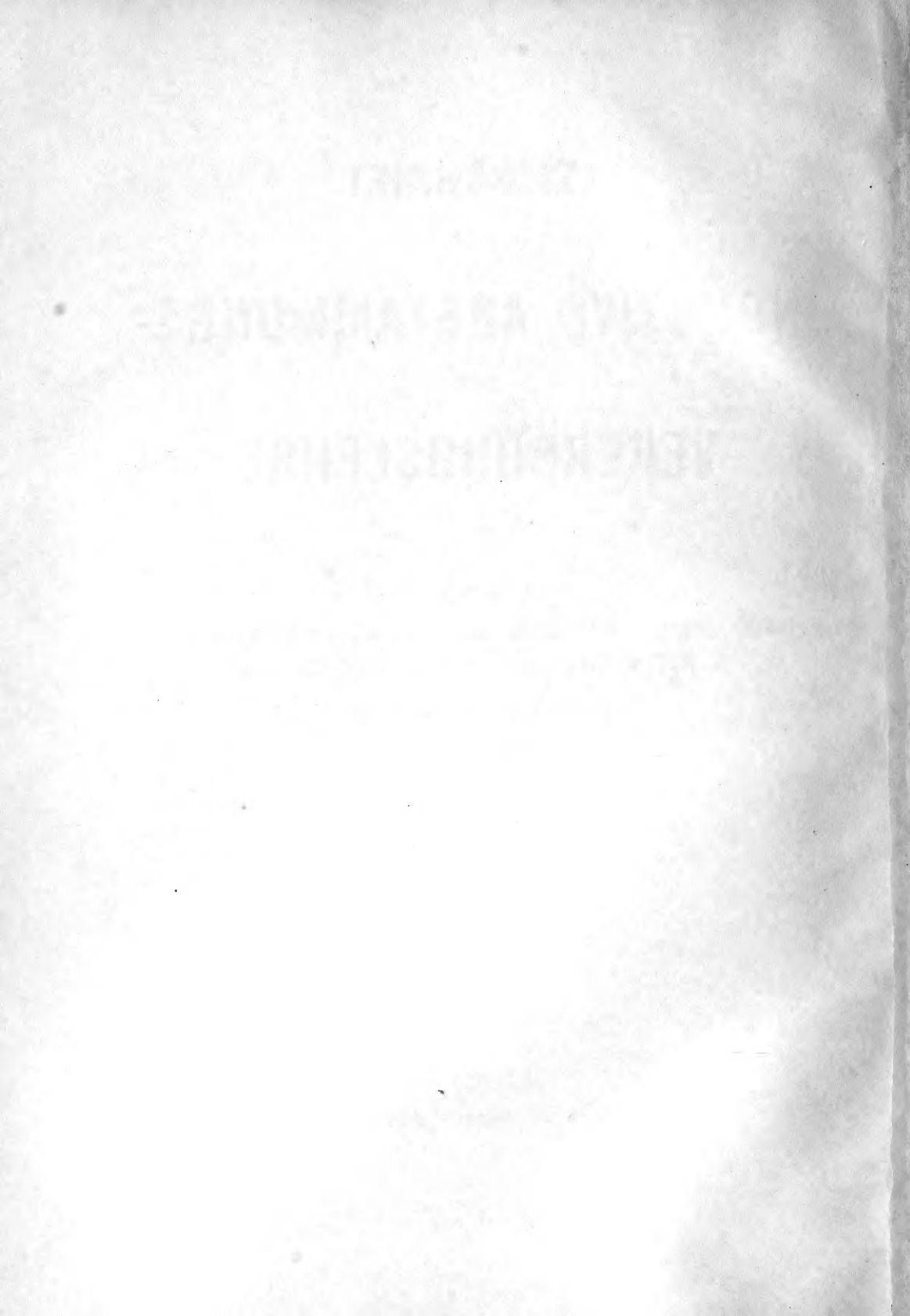












50 134

**ZEITSCHRIFT**  
**FÜR**  
**INDUKTIVE ABSTAMMUNGS-**  
**UND**  
**VERERBUNGSLEHRE**

---

HERAUSGEGEBEN VON

**E. BAUR** (BERLIN), **C. CORRENS** (DAHLEM-BERLIN), **V. HAECKER** (HALLE),  
**G. STEINMANN** (BONN), **R. v. WETTSTEIN** (WIEN)

REDIGIERT VON

**E. BAUR** (BERLIN)

**XVI. Band**

1916

---

**LEIPZIG**  
**VERLAG VON GEBRÜDER BORNTRAEGER**

1916





# Inhalt

---

## I. Abhandlungen

	Seite
<b>Atkinson, Geo. F.</b> , Sorting and blending of "unit characters" in the zygote of <i>Oenothera</i> with twin and triplet hybrids in the first generation . . . . .	193—238
<b>Haase-Bessell, Gertraud</b> , <i>Digitalisstudien</i> I . . . . .	293—314
<b>Iwanow, E. und Philiptschenko, Jur.</b> , Beschreibung von Hybriden zwischen Bison, Wisent und Hausrind . . . . .	1—48
<b>Vries, H. de</b> , Gute, harte und leere Samen von <i>Oenothera</i> . . . . .	239—292
<b>White, Orland E.</b> , Studies of Teratological Phenomena in their Relation to Evolution and the Problems of Heredity . . . . .	49—185

## II. Referate

<b>Fruwirth, C.</b> , Versuche zur Wirkung der Auslese (Baur) . . . . .	315
<b>Fürst, Th.</b> , Untersuchungen über Variationserscheinungen beim <i>Vibrio Finkler-Prior</i> (Lehmann) . . . . .	186
<b>Kießling, L.</b> , Erbanalytische Untersuchungen über die Spelzenfarbe des Weizens. Ein Beitrag zur angewandten Vererbungslehre (Fruwirth) . . . . .	189
<b>Lang, Arnold</b> , Die experimentelle Vererbungslehre in der Zoologie seit 1900 (Baur) . . . . .	186
<b>Stark, Peter</b> , Untersuchungen über die Variabilität des Laubblattquirls bei <i>Paris quadrifolia</i> (Lehmann) . . . . .	191
<b>Sutton, A. W.</b> , Results obtained by crossing a wild pea from Palestine with commercial types (Fruwirth) . . . . .	316

---



**ZEITSCHRIFT**  
**FÜR**  
**INDUKTIVE ABSTAMMUNGS-**  
**UND**  
**VERERBUNGSLEHRE**

---

HERAUSGEGEBEN VON

**E. BAUR** (BERLIN), **C. CORRENS** (DAHLEM-BERLIN), **V. HAECKER** (HALLE),  
**G. STEINMANN** (BONN), **R. v. WETTSTEIN** (WIEN)

REDIGIERT VON

**E. BAUR** (BERLIN)

LEIPZIG  
VERLAG VON GEBRÜDER BORNTRAEGER  
1916

Die „Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre“ erscheint in zwanglosen Heften, von denen vier bis fünf einen Band von etwa 22 Druckbogen bilden. Der Preis des Bandes beträgt 20 Mark.

Manuskripte, zur Besprechung bestimmte Bücher und Separata sowie alle auf die **Redaktion** bezüglichen Anfragen und Mitteilungen sind an

**Prof. Dr. E. Baur, Potsdam, Jägerallee 16.**

zu senden; alle geschäftlichen Mitteilungen an die

**Verlagsbuchhandlung Gebrüder Borntraeger in Berlin W 35,**

**Schöneberger Ufer 12a.**

Die Mitarbeiter erhalten für Originalabhandlungen und Kleinere Mitteilungen ein Bogenhonorar von 32 Mk., für Referate 48 Mk., für Literaturlisten 64 Mk. Bei Originalabhandlungen von mehr als drei Druckbogen Umfang wird nur für die ersten drei Bogen Honorar gezahlt. Dissertationen werden nicht honoriert.

Der durch Textfiguren und größere Tabellen eingenommene Raum wird nur bis zu einem Umfang von je einer Seite pro Bogen honoriert.

Außergewöhnlich hohe Korrekturkosten, die durch unleserliche Manuskripte oder größere nachträgliche Änderungen am Texte verursacht sind, werden vom Honorar in Abzug gebracht.

Die Abhandlungen und Kleineren Mitteilungen können in deutscher, englischer, französischer oder italienischer Sprache verfaßt sein. Referiert wird im wesentlichen in deutscher Sprache.

Von den Abhandlungen werden den Autoren 50 Separata ohne besonderen Titel auf dem Umschlag gratis geliefert, von den „Kleineren Mitteilungen“ gelangen nur auf besondere, rechtzeitige Bestellung 50 Gratis-Separata zur Anfertigung. — Werden weitere Sonderabzüge gewünscht, so ist die Anzahl rechtzeitig, spätestens bei Rücksendung der ersten Korrektur, zu bestellen. Die über 50 Exemplare hinaus gewünschte Anzahl der Separata wird mit 20 Pfg. für jeden Druckbogen berechnet. Ein besonderer Titel auf dem Umschlag kostet 4 Mk. 50 Pfg. Etwa gewünschte Änderungen der Paginierung werden besonders in Ansatz gebracht. Bei mehr als 50 Separata gelangt stets ohne besonderen Auftrag ein Umschlag mit besonderem Titel zur Verwendung.

Einseitig bedruckte Sonderabzüge der „Neuen Literatur“ können von den Abonnenten der Zeitschrift zum Preise von 5 Mk. pro Band im Buchhandel bezogen werden.



## Beschreibung von Hybriden zwischen Bison, Wisent und Hausrind

im Tierpark Askania-Nova des Herrn F. E. Falz-Fein.

E. Iwanow,

und

Jur. Philiptschenko,

Chef der Physiologischen Abteilung des  
Veterinärlaboratoriums und der Zootechnischen Station in Askania-Nova.

Privatdozent der Universität zu  
St. Petersburg.

[Aus der Zootechnischen Station der Veterinärverwaltung in Askania-Nova.]

(Eingegangen 14. Juli 1914.)

Kreuzungen zwischen verschiedenen Arten von Säugetieren sind nicht selten; so sind recht viele Hybriden unter den verschiedenen Vertretern der Familie der *Bovidae* bekannt: Kreuzungen zwischen Jack und Hausrind, zwischen Gajal und Hausrind, zwischen Gajal und Zebu usw. Hierher gehören auch die Kreuzungen zwischen dem Hausrind und den Vertretern der Gattung Bison: *Bison americanus* (Bison) und *Bison bonasus* (Wisent).

Aus der Literatur sind Kreuzungen zwischen Bison und Hausrind schon längst bekannt. In der Monographie von Allen<sup>1)</sup> sind viele solcher Fälle beschrieben worden, unter anderem auch die von Wickcliffe erzielten Kreuzungen zwischen reinblütigen, halb- und viertelblütigen Formen. Bei Ackermann<sup>2)</sup> sind einige andere Tatsachen dieser Art angeführt, unter denen eine alte Mitteilung von Rafinesque (1821) über halb- und viertelblütige Bastarde zwischen diesen zwei Rinderarten zu erwähnen ist. Aus dieser letzteren Mitteilung hauptsächlich ist ersichtlich, daß die halbblütigen Formen die Arteigenschaften teils

<sup>1)</sup> Allen, The american bisons, living and extinct. — Mem. Mus. Comp. Zool. Harv. Coll. IV. No. 10, 1876, p. 216—219.

<sup>2)</sup> Ackermann, Tierbastarde, II. Teil, Die Wirbeltiere. Kassel 1898, S. 73.

des Bisons und teils des Hausrindes zeigen und untereinander unfruchtbar sind. Nach Kreuzungen dieses Halbblutes mit einer der Grundformen erhält man eine fruchtbare und in einer Reihe von Generationen beständige Nachkommenschaft.

Von neueren Veröffentlichungen über Kreuzungen zwischen Bison und Hausrind ist ein Aufsatz von Nathusius in der „Deutschen Landwirtschaftlichen Presse“<sup>1)</sup> hervorzuheben. Dieser Artikel ist eigentlich ein Referat eines übereinstimmenden Aufsatzes von Alvord in der *Breeders Gazette*, Chicago (1902), in welchem über die Kreuzungsversuche von Goodnight auf seiner Farm in Texas berichtet wird. Letzterer erhielt durch Kreuzung eines Bisonstieres und einer Kuh des Hausrindes („einfarbig schwarzes Angus-Vieh“) eine große Anzahl halbblütiger Formen, jedoch ausschließlich weiblichen Geschlechts. Diese halbblütigen Bisonkühe (Goodnight nannte sie „Katalo“) wurden sowohl durch Bison- wie auch durch Rinderstiere tragend, allein die durch Kreuzung mit Bisonstieren erhaltenen Männchen (dreiviertelblütige Bisone) erwiesen sich als unfruchtbar bei Kreuzungen mit „Katalo“ und mit Hausrindern. Unter den viertelblütigen Bisonen, d. h. unter den Nachkommen der Stiere des Hausrindes und der Katalo, waren beide Geschlechter vertreten und Goodnight erwartete im nächsten Frühjahr nach deren gegenseitiger Kreuzung eine zweite Generation. Der Aufsatz von Nathusius enthält Abbildungen der „Katalo“ sowie eines Stieres und einer Kuh ihrer Nachkommen nach Kreuzung mit einem Stier des Hausrindes, d. h. eines viertelblütigen Bisonstieres und einer viertelblütigen Bisonkuh. Diese Abbildungen sind der Originalarbeit Alvords entnommen.

Es muß hier bemerkt werden, daß eine Kreuzung zwischen einem Bisonstier und einer Kuh des Hausrindes in Europa durch Kühn am landwirtschaftlichen Institut der Universität zu Halle a. S.<sup>2)</sup> erzielt worden ist.

Außerdem veröffentlichte Bartlett in den *Proceedings Zool. Soc. London* 1884, folgende im Londoner zoologischen Garten angestellten Kreuzungsversuche: ein durch Kreuzung eines ♀ Gajals und eines ♂ Zebus erhaltenes Weibchen wurde durch einen amerikanischen Bisonstier gedeckt und gebär ein Weibchen (tritogene Bastard zwischen Gajal,

<sup>1)</sup> Nathusius, Kreuzung von amerikanischem Bison und Hausrind. *Deutsche Landwirtschaftliche Presse* XXXI, Nr. 8, 1904.

<sup>2)</sup> Kühn, *Isis* 1882, S. 269. — Wohltmann, *Das Landwirtschaftliche Institut der Universität zu Halle a. S.* — *Kühn-Archiv* I, 1911, S. 46.

Zebu und Bison). Auch dieses letztere erwies sich als fruchtbar und brachte durch Kreuzung mit einem Bisonstier wiederum ein Weibchen zur Welt<sup>1)</sup>.

Einige Angaben über die charakteristischen Merkmale der Bastarde aus der Kreuzung eines Bisons mit einem weiblichen Hausrind finden sich in der Arbeit von M. Müller, „Die Vererbung der Körperteile und des Geschlechts“<sup>2)</sup>. Zu unserem Bedauern konnten wir diese Arbeit nur durch ein ausführliches im Jahrbuch für wissenschaftliche und praktische Tierzucht 1911 erschienenenes Referat kennen lernen. So weit man nach diesem Referat urteilen kann, interessiert den Autor in erster Linie die Frage, welche Merkmale in größerem Maße vom Vater und welche von der Mutter vererbt werden; er wendet deshalb nicht nur den Pferden, sondern auch den Hybriden zwischen Pferd und Esel und zwischen Bison und Hausrind besondere Aufmerksamkeit zu. In dieser Beziehung findet M. Müller, daß der männliche Bison in erster Linie seine physiologischen und psychologischen Merkmale überträgt, und zwar „seine Findigkeit, Anspruchslosigkeit und Widerstandsfähigkeit gegen äußere Einflüsse“. Die Vorderansicht des Kopfes wird den Halbblütern vom väterlichen Bison vererbt, während die Seitenansicht des Kopfes eine größere Ähnlichkeit mit der Mutter, d. h. einer Kuh des Hausrindes aufweist. Was den Bau des Rumpfes betrifft, so überträgt der Bison die Neigung zur Bildung des Buckels und die eigentümliche Entwicklung des Hinterkörpers.

Über die Kreuzung zwischen Wisent (*Bison bonasus*) und Hausrind liegen nur sehr wenige Angaben vor (Buffon, Pusch), welche in dem oben angeführten Buche von Ackermann mitgeteilt werden. Der letztgenannte Autor bemerkt hierbei: „die Urbastardfrage ist demnach noch eine offene“<sup>3)</sup>. Bis jetzt fehlten auch Angaben über Kreuzungen zwischen Bison und Wisent oder zwischen deren Bastarden.

Mit der Kreuzung aller dieser Formen untereinander beschäftigt sich F. E. Falz-Fein im Laufe von 15 Jahren in seinem berühmten Tierpark. Auf seinem Gute „Askania-Nova“, im Süden Rußlands (Gouv. Taurien), findet sich eine große Anzahl von Kreuzungsprodukten zwischen Bison, Wisent und Hausrind in verschiedenen Verwandtschaftsgraden.

<sup>1)</sup> Zitiert nach Griffini, Alcune considerazioni sulle zebre e sui loro ibridi. — Rivista mensile di Sc. Nat. "Natura" Pavia. Vol. IV, 1913.

<sup>2)</sup> M. Müller, Die Vererbung der Körperteile und des Geschlechtes. — Arbeiten der Deutschen Gesellschaft für Züchtungskunde, Heft 5, 1910.

<sup>3)</sup> l. c., S. 72.

Das Vorhandensein dieser Bastarde wurde viele Mal von allen denen erwähnt, welche den „Paradiesgarten“ des Herrn Falz-Fein beschrieben haben<sup>1)</sup>. Es fehlt jedoch noch immer eine spezielle Beschreibung dieser höchst interessanten Formen und es liegen nur einige von einem der Verfasser dieser Arbeit veröffentlichte kleine Notizen vor, welche hauptsächlich die Fruchtbarkeit dieser Formen zum Gegenstande haben<sup>2)</sup>.

Die Beschreibung dieser Hybriden bildete eine der Aufgaben der von der Veterinärverwaltung in Askania-Nova ausgerüsteten Zootechnischen Station. Diese Beschreibungen wurden von uns im Sommer 1913 während unseres Aufenthaltes auf genannter Station ausgeführt. Diese Arbeit erschien um so notwendiger, als eine jede der gezüchteten Formen durch einen Unglücksfall zugrunde gehen (dieses ist z. B. mit einem  $\frac{3}{4}$ blütigen Bison der Fall gewesen) und so von der Wissenschaft ungenutzt bleiben konnte.

Der Erfolg unserer Arbeit ist in bedeutendem Maße durch das äußerst liebenswürdige und verständnisvolle Entgegenkommen gefördert worden, welches Herr F. E. Falz-Fein, Besitzer des Tierparks Askania-Nova und Kurator der dortigen Zootechnischen Station, allen unseren, bei diesen Untersuchungen aufgetretenen Anforderungen gegenüber an den Tag gelegt hat. Wir halten es für unsere Pflicht, Herrn Falz-Fein auch an dieser Stelle unseren wärmsten Dank auszusprechen.

Bevor wir zu der Beschreibung dieser Hybriden übergehen, müssen wir betonen, daß wir bei den Beschreibungen der durch den einen von uns in Mitarbeit mit Herrn Prof. H. Poll vorgeschlagenen Nomenklatur folgen werden<sup>3)</sup>.

Im Sommer 1913 waren in Askania-Nova folgende Hybriden zwischen *Bison americanus*, *Bison bonasus* und *Bos taurus* vertreten:

---

<sup>1)</sup> Vergl. z. B. E. Iwanoff, Der Zoologische Garten von F. Falz-Fein. Jahrb. wiss. prakt. Tierzucht VI, 1911.

<sup>2)</sup> E. Iwanoff, Die Fruchtbarkeit der Hybriden des *Bos taurus* und des *Bison americanus*. Biol. Zentralbl. XXXI, 1911. — E. Iwanoff, Fertilité des hybrides de *Bison americanus* ♀ × *Bison europaeus* ♂. Comptes rendus Soc. Biol. LXX, 1911. — E. Iwanoff, Sur la fécondité de *Bison bonasus* × *Bos taurus* (*Bonasotauroides*). Comptes rendus Soc. Biol. LXXV, 1913.

<sup>3)</sup> E. Iwanov et H. Poll, Contributions à la nomenclature des hybrides. Annuaire zoologique du Musée de l'Académie Impériale des Sciences St. Petersburg XVI, 1911.



	♂	♀	juv.	Summa
Kreuzung zwischen Bisonstier und Kuh des Hausrindes				
<i>Americanotauroides</i> ( $A^{1/2} + T^{1/2}$ ) . . . . .	2	2	1 (♀)	5
Kreuzung zwischen Bisonstier und halbblütiger Bisonkuh				
( $A^{1/2} + A^{1/4} T^{1/4}$ ) . . . . .	—	1	—	1
Kreuzung zwischen Stier des Hausrindes und halbblütiger				
Bisonkuh ( $T^{1/2} + A^{1/4} T^{1/4}$ ) . . . . .	—	1	—	1
Kreuzung zwischen Wisentstier und Kuh des Hausrindes				
<i>Bonasotauroides</i> ( $B^{1/2} + T^{1/2}$ ) . . . . .	1	2	1 (♀)	4
Kreuzung zwischen Wisentstier und halbblütiger Wisent-				
kuh ( $B^{1/2} + B^{1/4} T^{1/4}$ ) . . . . .	1	1	—	2
Kreuzung zwischen Wisentstier und Bisonkuh <i>Bonaso-</i>				
<i>americanoides</i> ( $B^{1/2} + A^{1/2}$ ) . . . . .	2	1	1 (♂)	4
Kreuzung zwischen Wisentstier und Wisentbisonkuh ( $B^{1/2}$				
+ $B^{1/4} A^{1/4}$ ) . . . . .	—	—	1 (♀)	1
Kreuzung zwischen Wisentstier und halbblütiger Bison-				
kuh ( $B^{1/2} + A^{1/4} T^{1/4}$ ) . . . . .	4	1	—	5
Kreuzung zwischen Wisentstier und dreiviertelblütiger				
Bisonkuh ( $B^{1/2} + A^{1/4} A^{1/8} T^{1/8}$ ) . . . . .	—	1	1 (♂)	2
Summa	10	10	5	25

Einige Formen zweifelhaften Ursprungs (Rjaboi, Zyganka, Dotsch Muroi, Kalibra) lassen wir bei unserer Beschreibung unberücksichtigt.

### Wisentbisone.

Wir beginnen mit der Beschreibung der Kreuzungsformen zwischen Wisent und Bison, da unseres Wissens solche Formen bis jetzt außer in Askania-Nova noch nirgends vorhanden sind.

Bei Herrn F. E. Falz-Fein befinden sich drei erwachsene Wisentbisone, zwei Männchen und ein Weibchen. Die Männchen, „Waska“ und „Fedka“, sind 5 Jahre alt<sup>1)</sup> (geboren im September und Oktober 1908); Eltern des ersteren waren der Wisentstier A und die Bisonkuh B; der zweite stammt von demselben Wisentstier und einer Bisonkuh „Staraja“. Letztere lebt noch heute, der Wisentstier A und die Bisonkuh B dagegen sind nicht mehr am Leben und im Museum des Besitzers findet sich nur der Schädel und das Skelett des ersteren.

<sup>1)</sup> Alle Daten beziehen sich auf den Sommer 1913.

Das Wisentbisonweibchen „Sanka“ ist eine leibliche Schwester „Fedkas“, stammt von denselben Elterntieren (Wisentstier A und Bisonkuh „Staraja“) ab, ist aber um ein Jahr jünger (geboren im Oktober 1909). 1911 wurde sie durch den Wisentstier „Wanka“ gedeckt und warf im Mai 1912 das Kuhkalb „Orliza“. Ein Jahr später, zur Zeit unseres Aufenthaltes in Askania-Nova, warf sie ein Stierkalb vom Wisentbison „Waska“, welches demnach die zweite Generation von Wisent-

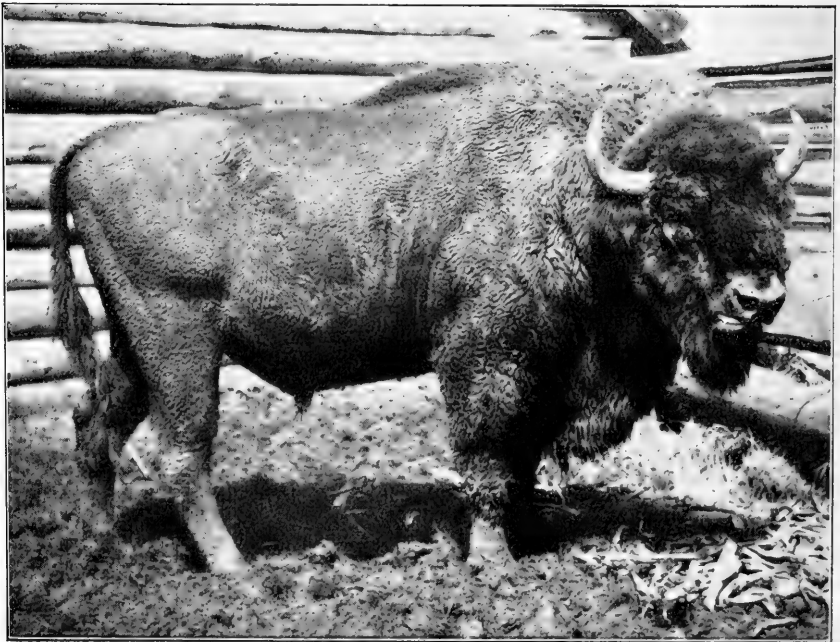


Fig. 1. Vollblut-Wisentstier (*Bison bonasus* ♂), in Askania-Nova geboren, 6 Jahre alt.

bisonen darstellt. Ein Vergleich des Datums der Deckung mit dem Datum des Kalbens überzeugte uns von der Richtigkeit der Angaben und bestätigt die Fruchtbarkeit der Wisentbisonen untereinander auf das unanfechtbarste<sup>1)</sup>.

Die Kinder der „Sanka“ sind noch zu jung, um als Objekte für das Studium zu dienen, weshalb wir in der Folge nur die drei erwachsenen Wisentbisonen berücksichtigen werden. Bei der Beschreibung

<sup>1)</sup> Vergl. E. Iwanoff, Comptes rendus Soc. Biol. LXX, 1911.

der Bastarde ist es notwendig, sich den Unterschied zwischen Wisent und Bison überhaupt zu vergegenwärtigen, weshalb wir hier einige Worte über diesen Gegenstand sagen wollen.

Wie aus den Figuren 1 und 2, welche uns zwei Vollblutstiere aus dem Tierpark des Herrn F. E. Falz-Fein zeigen, sichtbar ist, besteht der rein äußerliche Unterschied zwischen Wisent und Bison in folgendem. Für den Bison ist der durch die eigenartige Behaarung gebildete Habitus des Kopfes charakteristisch: das Haar am Kopfe und besonders im Genick ist schwärzer, dichter, krauser und länger als beim Wisent, auch hat der Bart einen etwas anderen Charakter. Bei den

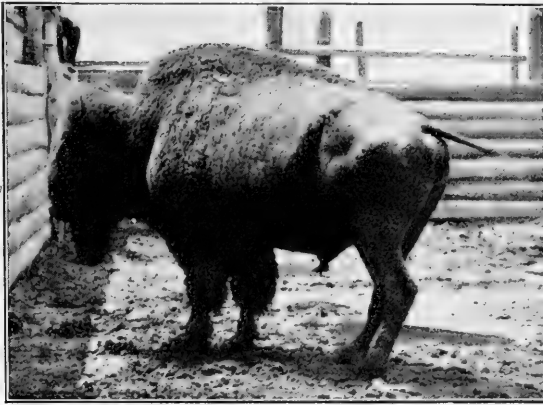


Fig. 2. Vollblut-Bisonstier (*Bison americanus* ♂), 7 Jahre alt.

Weibchen sind diese Merkmale etwas schwächer ausgedrückt. Der Buckel ist beim Bison stärker ausgeprägt und fällt zum Kopfe steiler ab, beim Wisent findet der Übergang zum Kopfe allmählich statt. Die Hinterhand ist beim Bison schwach entwickelt und sehr steil abfallend; beim Wisent ist sie mehr proportional entwickelt (in diesem Merkmal erblickt Allen den Hauptunterschied zwischen *Bison bonasus* und *Bison americanus*). Der Schweif des Bison ist kurz und bis zur Quaste fast unbehaart, beim Wisent ist er anderthalbmal länger, dabei dicker und gleichmäßig behaart. Endlich ist die Farbe des Bisons dunkler, diejenige des Wisents bedeutend heller.

Wenn wir uns den auf Fig. 3 und 4 abgebildeten Wisentbisonstieren zuwenden, so bemerken wir bei der oberflächlichsten Besichtigung, daß sie eine Mittelform zwischen den beiden Elternformen darstellen.

Der Kopf des Wisentbisonstieres erinnert in seiner Behaarung und durch seinen Bart eher an einen Bison als an einen Wisent. Der Buckel trägt einen ausgeprägten, für die Wisente charakteristischen Bau: er ist nicht so stark entwickelt wie beim Bison und nicht so steil zum Kopf abfallend, obwohl bei den Wisentbisonstieren eine unbedeutende Neigung zur Bildung eines Ausschnittes vor dem Buckel bemerkbar ist. In bezug auf die Entwicklung der Hinterhand steht diese Form dem Wisent näher als dem Bison: man könnte allenfalls auch bei ihr eine etwas weniger vollständige Entwicklung der Hinter-



Fig. 3. Wisentbisonstier „Fedka“, 5 Jahre alt.

hand erkennen; diese Erscheinung ist jedoch bedeutend schwächer ausgeprägt als beim Bison, und der Rücken ist, wie aus den Photographien ersichtlich, bei den Wisentbisonstieren mehr gerade und nicht so stark nach hinten abfallend wie beim Bison.

In Bezug auf die Entwicklung des Schweifes stehen die Wisentbisone in der Mitte zwischen den Grundformen, wobei der Schweif Fedkas dem Schweife des Bisons, der Schweif Waskas und besonders derjenige Sankas dagegen dem Schweife des Wisents näher steht. Ihrer Farbe nach sind diese Formen bedeutend heller als die Vollblutbisone und stehen in dieser Hinsicht den Wisenten näher.

Wir haben es hier somit mit dem Beispiel einer Zwischenform in der ersten Generation der Hybriden zu tun: einige Merkmale zeigen einen intermediären Charakter zwischen den Merkmalen der Elterntiere, andere dagegen sind voll und ganz teils der einen teils der anderen Elternform entlehnt.

Wir wollen nunmehr noch eine interessante, scharf ausgeprägte Erscheinung bei unseren Wisentbisonen erwähnen.

Wir meinen die Neigung zur übermäßig starken Entwicklung bei einigen Hybriden (dem sogenannten „Luxurieren“ der deutschen Autoren).



Fig. 4. Wisentbisonweibchen „Sanka“, 4 Jahre alt.

Diese Neigung ist auch unter den Wisentbisonen, besonders unter deren Männchen bemerkbar. In bezug auf Größe und Entwicklung stehen sie den Grundformen, dem Bison und Wisent, kaum nach und übertreffen dieselben eher sogar, obwohl die beiden Wisentbisone in Askania-Nova jünger sind als die Bisone und Wisente.

Es ist schwer zu sagen, ob der Charakter der Wisentbisone in den folgenden Generationen (von denen eine zweite Generation schon erhalten worden ist) beständig bleibt, oder ob hier eine der nach neueren Untersuchungen bei vielen fruchtbaren Hybriden von Arten (Enten, viele pflanzliche Hybriden) oft bemerkbaren Spaltungen auftreten wird.

Wenn in den folgenden Generationen keine Wiederkehr zu Grundformen stattfinden sollte und wenn sich keine neuen Formen bilden werden, d. h. wenn die Wisentbisonen mehr oder weniger ihre Eigentümlichkeit beibehalten werden, so würden wir es für richtig erachten, diese Formen als eine neue Art anzusehen und sie zu Ehren ihres Züchters als *Bison Falzfeini sp. nov.* zu bezeichnen. Wir verzichten darauf, der neuen Art die sonst übliche kurze lateinische Diagnose zu geben, so lange wir keine neue Generation erhalten und studiert haben und bevor es bewiesen sein wird, daß diese Form wirklich beständig ist.

### Kreuzungen zwischen Bison und Hausrind.

Hierher gehören die ältesten aller Hybriden, da Versuche einer Kreuzung zwischen Bisonstieren und einem weiblichen Hausrind durch F. E. Falz-Fein schon gegen Ende der neunziger Jahre begonnen worden sind.

Wir besitzen nunmehr 4 erwachsene halbblütige Formen:

♂ Mischka, 14 Jahre alt, geboren im April 1899, vom Bison A (das ausgestopfte Tier befindet sich im Museum des Besitzers) und einer grauen ukrainischen Steppenkuh.

♂ Selifon, 13 Jahre alt, geboren im Februar 1900, von demselben Bison und einer anderen grauen ukrainischen Steppenkuh.

Beide Männchen wurden kastriert: Mischka in der Jugend (das Jahr ist nicht mit Bestimmtheit festzustellen), Selifon auf ein Testikulum 1910, auf das andere 1911.

♀ Staraja, 13 Jahre alt, geboren 1900, von demselben Bison und einer dritten grauen ukrainischen Steppenkuh.

♀ Podpalaja, 11 Jahre alt, geboren im September 1902 vom Bison B (dessen Schädel und Skelett sich im Museum des Besitzers befinden) und einer Shorthornkuh.

Außer diesen ist noch eine halbblütige Bisonkuh vom Bison „Aleha“ und einer grauen ukrainischen Steppenkuh vorhanden, im Jahre 1912 geboren, doch verzichten wir wegen ihres geringen Alters auf eine weitere Beschreibung.

Die durch Kreuzung von Bison und weiblichem Hausrind erhaltenen Männchen erwiesen sich als unfruchtbar<sup>1)</sup>, die dabei erhaltenen Weibchen

---

<sup>1)</sup> Vergl. E. Iwanoff, Biol. Zentralbl. XXXI, 1911.

dagegen als fruchtbar und gebaren in Askania-Nova Kälber bei Kreuzungen sowohl mit Bisonen als auch mit männlichen Hausrindern.

Hierher gehören zwei Weibchen:

Slepaja, 11 Jahre alt, geboren im November 1902, vom Bison B und der Halbblutbisonkuh Staraja.

Belaja, 7 Jahre alt, geboren im Juni 1906, von einem weißen Shorthornstier und der Halbblutbisonkuh Podpalaja.

Außer der Slepaja befand sich im Besitze des Herrn F. E. Falz-Fein ein dreiviertelblütiges Bisonmännchen, vom Bison B und der Halbblutbisonkuh Staraja. Leider ist dasselbe im Alter von 4 Jahren an Pasteurellose zugrunde gegangen; sein Schädel und sein Skelett befinden sich auf der Zootechnischen Station.

Außer der Slepaja und Belaja ist aus den Halbblutbisonkühen Staraja und Podpalaja eine Reihe Formen gezogen worden, deren Vater ein Wisentstier war: wir werden sie weiter unten beschreiben, ebenso auch den Nachwuchs von einem Wisentstier und der Slepaja. Von der Halbblutbisonkuh Staraja stammt die Kuh Zyganka, deren Vater unbekannt ist (es wird angenommen, daß es einer der Halbblutbisone war, was uns aber sehr unwahrscheinlich vorkommt). Von der dreiviertelblütigen Bisonkuh Belaja ist ein Männchen mit Namen Rjaboi geboren worden: sein Vater ist ebenfalls unbekannt. Endlich gebar die Shorthornkuh Mura ein Kuhkalb. Als Vater der Tochter der Mura glaubt man in Askania-Nova den gefallen dreiviertelblütigen Bisonstier ansetzen zu können, allein die Deckungslisten bestätigen diese Angabe nicht. Alle diese zweifelhaften Formen lassen wir unberücksichtigt, indem wir es für überflüssig halten, ihre Beschreibung zu geben.

Von den zwei Halbblutbisonmännchen können wir hier nur das eine beschreiben, und zwar Mischka, da Selifon sich während unseres Aufenthalts in einem weit entfernten Teile des Gutes befand. Die photographischen Aufnahmen dieser Formen sind in den Figuren 13a und 13b der obengenannten Beschreibung des Zoologischen Gartens des Herrn F. E. Falz-Fein<sup>1)</sup> gegeben worden.

Was Mischka anbetrifft, so bildet er, wie dies aus unserer Fig. 5 zu ersehen ist, eine Mittelform zwischen Bison und männlichem Hausrind. Der Kopf erinnert durch die große Anzahl langer schwarzer struppiger Haare an einen Bisonkopf; er besitzt einen Bart, einen Haarbüschel an der Unterbrust und lange, bis ans Knie reichende Haare

---

<sup>1)</sup> E. Iwanoff, Jahrbuch wiss. u. prakt. Tierzucht VI, 1911.

an den Vorderfüßen. Die Hörner haben jedoch denselben Charakter wie die Hörner der ukrainischen Stiere und unterscheiden sich beträchtlich von den Hörnern des Bison. Der Buckel ist bei Mischka weniger stark ausgeprägt als beim Bison, jedoch vom selben Typus. Die Konfiguration des Rückens und der Hinterhand zeigt ein ausgesprochenes Gepräge des Bisonblutes, bildet jedoch eine Mittelform zwischen diesen Merkmalen bei dem Bison und dem Hausrinde. Der Schweif bildet seiner Länge und seiner allgemeinen Entwicklung nach



Fig. 5. Halbblütiges Bisonmännchen „Mischka“, 14 Jahre alt.

eine Mittelform zwischen dem Schweife des Bisons und demjenigen des Hausrindes und ist kürzer als der Schweif des Wisents. Die Farbe dieser Form ist dunkel.

So weit man nach der Photographie urteilen kann, ist diese Beschreibung auch auf Selifan vollständig zutreffend, bei welchem die für Mischka erwähnten besonderen Merkmale infolge der im reiferen Alter erfolgten Kastration noch schärfer ausgesprochen sind.

Von den Halbblutbisonkühen bildet die Kuh Staraja (Fig. 6) eine Art von Mittelform zwischen Bisonkuh und Hausrind, obwohl bei ihr,



als Weibchen, alle Merkmale weniger scharf ausgeprägt sind, weshalb Staraja mit einer gewöhnlichen Kuh mehr Ähnlichkeit besitzt, als Mischka mit einem gewöhnlichen Stier. Der Kopf sieht wegen seiner stark entwickelten Haare an der Stirn und im Nacken dem eines Bison ähnlich; ein Bart und ein langer Haarschopf an der Unterbrust sind vorhanden. Die Hörner zeigen indessen hier, wie auch bei Mischka, deutlich einen dem Hausrinde eigenen Charakter. Der allgemeine Bau des Rumpfes ist wie beim Hausrinde und der Buckel gar nicht ausgeprägt. Die Hinterhand erinnert jedoch in ihrer Entwicklung an die Hinterhand des



Fig. 6. Halbblütiges Bisonweibchen „Staraja“, 13 Jahre alt.

Bisons, der Schweif sieht jedoch wiederum dem Schweife des Hausrindes sehr ähnlich. Die Farbe der Kuh Staraja ist ebenso schwarz wie bei Mischka.

Die andere Halbblutbisonkuh, Podpalaja, unterscheidet sich merklich von der Kuh Staraja, was zum Teil dadurch erklärt werden kann, daß sie die Tochter eines anderen Bisons und einer Shorthornkuh ist. Diese Form ähnelt in ihrem Habitus einem Hausrinde viel mehr als die Kuh Staraja (vgl. Fig. 7). Dem Kopfe fehlt der den Bisonen eigene Schmuck und sein Charakter entspricht demjenigen des Kopfes des Hausrindes. Der Bart ist fast unentwickelt, der Haarschopf an der

Unterbrust bedeutend schwächer ausgebildet als bei den zwei anderen Formen. Der allgemeine Bau des Körpers einschließlich der Hinterhand ist wiederum typisch für das Rind.

Die Kuh Podpalaja besitzt jedoch eine der Kuh Staraja fehlende Eigenschaft und zwar einen Buckel. Derselbe ist natürlich kleiner als beim Bison, ist aber dennoch, wie aus unserer Abbildung ersichtlich, stark in die Augen fallend. Die Farbe dieser Form ist auch schwarz, nur am Bauche und an der Unterbrust hat das Tier weiße Flecken.

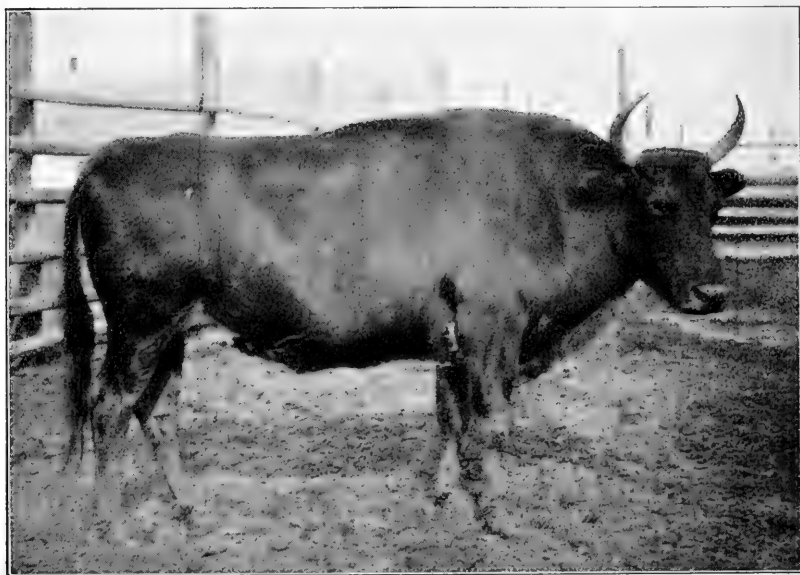


Fig. 7. Halbblütiges Bisonweibchen „Podpalaja“, 11 Jahre alt.

Diese Form stammt, wie wir schon gesagt haben, vom Bison und einer Shorthornkuh ab. Henseler<sup>1)</sup> betont, daß bei der Kreuzung dieser Rasse mit verschiedenen wilden Formen (Gajal, Jack usw.) die Hybriden oft eine charakteristische Streifung, die sog. „Shorthornstreifung“, wie sie im Haustiergarten zu Halle genannt wird aufweisen. Von dieser Färbung haben wir weder bei der Kuh Podpalaja noch bei ihren vom

<sup>1)</sup> Henseler, Über die Bedeutung der Mendelschen Vererbungsregeln für die praktische Tierzucht. — 23. Flugschrift d. Deutsch. Gesellsch. f. Züchtungskunde 1913. S. 60.

Wisentstier stammenden Kindern (Lyssa und Martin) auch nur eine Spur bemerken können.

Wir müssen hier betonen, daß wir alle diese Formen in ihrem Sommerkleide beschreiben, d. h. nach der Härung, wenn die Hinterhand des Tieres fast kahl ist, da das neue Haar zu dieser Zeit erst zu wachsen beginnt. Bei allen drei von uns beschriebenen Formen waren an den Seiten stellenweise Büschel alten roten Winterhaares erhalten geblieben. Dieser Umstand muß bei der weiteren Beschreibung berücksichtigt werden.



Fig. 8. Dreiviertelblütiges Bisonweibchen „Slepaja“, 11 Jahre alt.

Wenn wir uns nunmehr von den Halbblutformen zu dem einzigen Vertreter der dreiviertelblütigen Formen und zwar zur Slepaja wenden (Fig. 8), so müssen wir bemerken, daß diese ihrem allgemeinen Habitus nach viel mehr einer Bisonkuh als einem Hausrinde ähnlich ist. Dieses ist besonders am Kopfe bemerkbar, welcher stark an einen Bisonkopf erinnert und an der Stirn und im Nacken einen stark entwickelten Haarwuchs (stärker als bei einer Vollblutbisonkuh) aufweist und einen großen Bart trägt. Die Unterbrust trägt ebenfalls einen stark entwickelten Haarschopf und die Vorderfüße sind mit langen bis zum Carpus reichenden Haaren bedeckt. Die Hörner zeigen wie bei den halbblütigen Formen, den dem Rinde zukommenden Charakter. Der Buckel ist bemerkbar, aber schwach ausgedrückt: im übrigen ist der Körper, besonders die Hinterhand rinderartig.

Der Schweif hat annähernd denselben Charakter wie bei Mischka. Die Farbe der Kuh Slepaja erinnert an die Farbe eines Bisons, ist jedoch bedeutend heller; besonders in der Hinterhand macht sich eine graue Färbung der Haare bemerkbar. Wir haben hier, wie überall, die Sommerfarbe dieser Form im Auge.

Als ein letztes Kreuzungsprodukt zwischen Bison und Hausrind besitzen wir die Kuh Belaja, eine Tochter der Kuh Podpalaja und eines Shorthornstieres (Fig. 9), welches somit  $\frac{3}{4}$  Shorthorn und  $\frac{1}{4}$  Bisonblut



Fig. 9. Einviertelblütiges Bisonweibchen „Belaja“, 7 Jahre alt.

aufweist. Es ist jedoch, wenn man ihre Abstammung nicht kennt, schwer zu erkennen, daß sie ein Bastard ist. Der Kopf, die Hörner (von denen eins deformiert ist), der Körper, der Schweif sind wie bei einer gewöhnlichen Kuh. Die Farbe ist weiß.

Das einzige, was in ihr an ihren Großvater, den Bison erinnert, ist der Höcker, welcher auch auf unserer Zeichnung bemerkbar ist, und die langen, wenig dichten Haarbüschel an der Unterbrust. — Diese Form blökt ähnlich wie eine Kuh, während die anderen der von uns beschriebenen Formen, die für Bisone charakteristischen grunzenden Laute von sich geben.

Was das Gebaren aller dieser Formen anbetrifft, so haben sie die Wildheit ihrer Vorfahren, der Bisone, bewahrt. Dieses bezieht sich auch auf die dreiviertelblütige Shorthornkuh Belaja. Eine Ausnahme bildet der in seiner Jugend kastrierte und vor dem Pfluge arbeitende Mischka, doch erforderte die Messung auch dieser Form große Vorsicht. Diese Eigentümlichkeit hindert die beschriebenen Formen übrigens nicht daran, in der Herde und in der Steppe einem gewöhnlichen Hirten Gehorsam zu leisten.

### Kreuzungen zwischen Wisent und Hausrind.

Wie unter den Kreuzungen zwischen Bison und Hausrind, so liegen hier auch halblütige und dreiviertelblütige Formen vor; Bastarde mit  $\frac{1}{4}$  Wiesentblut sind noch nicht erhalten worden.

Zu den Halblütern gehören:

♂ Herkules, 3 Jahre, geboren im April 1910, vom Wisentstier Wanka und einer grauen ukrainischen Steppenkuh.

♀ Galka, 8 Jahre, geboren im März 1905, vom Wisentstier A (vgl. oben, Vater der Wisentbisone) und einer grauen ukrainischen Steppenkuh.

♀ Dunja, 2 Jahre, geboren im Februar 1911 vom Wisentstier Wanka und der grauen ukrainischen Steppenkuh „Lutschaja.“

Außer den obengenannten ist noch ein im Jahre 1912 vom Wisentstier Wanka und einer grauen ukrainischen Steppenkuh stammendes Weibchen vorhanden. Hierher gehört vielleicht auch noch ein einjähriges Kuhkalb „Ka'ibra“, Tochter einer aus Bjelowesh stammenden Wisentkuh und eines unbekannten Vaters (? gewöhnlicher Stier). Die letztere Form würde als Resultat einer reziproken Kreuzung besonders interessant sein, wenn ihre Abstammung genauer festgestellt wäre. In unserer weiteren Darstellung werden wir diese zwei Kuhkälber unberücksichtigt lassen.

Herkules erwies sich, ebenso wie auch die Halblutbisone<sup>1)</sup> als unfruchtbar und wurde deshalb 1912 kastriert. Während unseres Aufenthaltes in Askania-Nova wurde er im Kampfe mit Selifan verstümmelt und auf Anordnung seines Besitzers geschlachtet. Vorher hatten wir Gelegenheit ihn zu photographieren und zu messen.

<sup>1)</sup> Vergl. C. Iwanov, Comptes rendus Soc. Biol, LXXV. 1913.

Die Halbblut-Wisentkühe sind anscheinend ebenso fruchtbar wie die Halbblutbisonkühe. Bis jetzt wurde ein Nachwuchs nur von Galka erhalten und zwar zwei dreiviertelblütige Formen:

♂ Otboj, 2 Jahre, geboren im Juni 1911, von Wanka.

♀ Golubka 5 Jahre, geboren im Juni 1908, vom Wisentstier A.

Wir besitzen keine Angaben über die Fruchtbarkeit dieser Formen.

Was die halbblütigen Formen anbetrifft, so zeigen sie alle eine geringere Ähnlichkeit mit dem Wisent als die halbblütigen Bisonmänn-

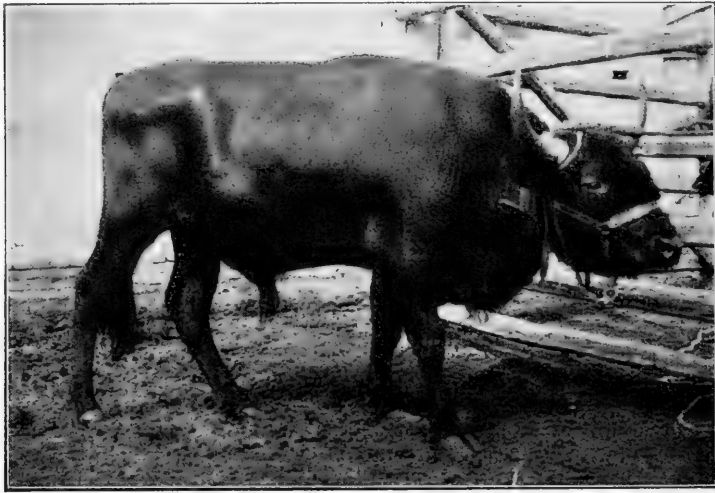


Fig. 10. Halbblütiges Wisentmännchen „Herkules“, 2 Jahre alt  
(im Jahre 1912, vor der Kastration).

chen und -weibchen mit dem Bison: das Blut des letzteren ist in der neuen Generation der Hybriden mehr bemerkbar, als das Blut der Wisente.

Herkules (vergl. Fig. 10, ein Jahr früher, vor der Kastration) bildet seinem allgemeinen Habitus nach eine Mittelform zwischen Wisent und Rind, aber schon mit einer Neigung zum Bau des letzteren. Schwerlich äußert sich darin bloß das verhältnismäßig jugendliche Alter, da ja dasselbe auch bei den Halbblut-Wisentkühen zu bemerken ist, besonders wenn man dieselben mit den Halbblut-Bisonkühen vergleicht.

Der Kopf des Herkules ähnelt mehr dem Kopfe eines Rindes; die Behaarung des Kopfes ist viel schwächer entwickelt als beim Wisent,

jedoch ist der dem letzteren eigene Bart und Haarschopf an der Unterbrust vorhanden. Die Hörner gehören ihrer Größe und Form nach, wie bei den Halbblut-Bisonstieren, dem Rindertypus an. Der Buckel ist vorhanden, aber kleiner als beim Wisent; die allgemeine Konfiguration und Färbung bilden eine Mittelform zwischen Wisent und ukrainischem Steppenvieh. Der Schweif hat annähernd dieselbe Länge wie der Schweif des Wisent; seiner Dicke und der Verteilung der Haare nach bildet er eine Mittelform zwischen dem Schweif eines Wisents und demjenigen eines ukrainischen Steppenrindes.

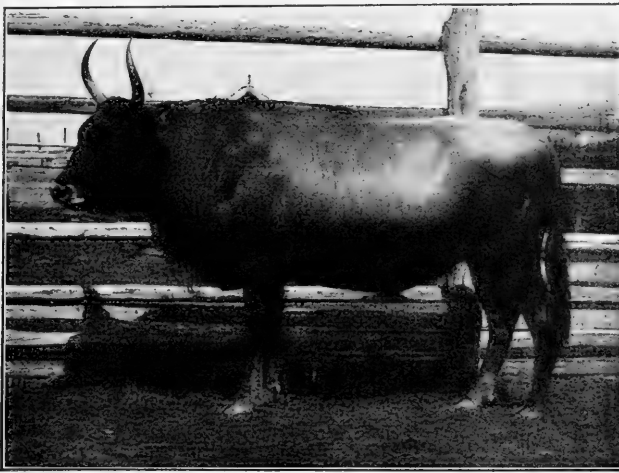


Fig. 11 Halbblütiges Wisentweibchen „Galka“, 8 Jahre alt.

Von den Halbblut-Wisentkühen stellt nur Galka ein ganz entwickeltes und ausgewachsenes Tier dar (Fig. 11). Wie beim Herkules bemerkt man auch bei ihr Eigentümlichkeiten sowohl einer Wisentkuh wie auch eines Hausrindes und zwar beträchtlich mehr des letzteren. Der Kopf hat den Typus eines Rinderkopfes; die Hörner sind nicht nur rinderartig, sondern sie haben sogar einen gut ausgesprochenen ukrainischen Charakter. Vom Vater, dem Wisentstier, hat sich wie bei allen Halbblutformen der Bart und der Haarschopf an der Unterbrust vererbt. Der Bau des Körpers ist rinderartig, aber mit ziemlich stark ausgeprägtem Buckel, wie bei einer Wisentkuh, jedoch weniger hervortretend. Der Schweif hat denselben Charakter wie beim Herkules, die Färbung ist bedeutend heller und die graue Farbe der ukrainischen Mutter ist

vorherrschend, aber an den Seiten hinten sind noch Stellen von rotem Winterhaar erhalten.

Was die Dunja (Fig. 12) betrifft, so ist sie im allgemeinen der Galka ähnlich, aber kleiner und alle Eigentümlichkeiten sind bei ihr infolge der Jugend weniger scharf ausgeprägt. Der Bart und der Buckel sind weniger bemerkbar, obwohl der Widerrist hier mit langen Haaren bedeckt ist. Die Farbe der Dunja ist im Gegensatz zur Galka nicht



Fig. 12. Halbblütiges Wisentweibchen „Dunja“, 2 Jahre alt.

grau, sondern schwarz; Flecken von rotem Winterhaar sind auch bei ihr bemerkbar.

Noch jünger als Dunja ist der dreiviertelblütige Wisentstier Otboj (Fig. 13). Er ist, wie Herkules und einige andere, künstlich ernährt worden, was auf ihn vielleicht ungünstig eingewirkt hat. Abgesehen von seinem kleinen Wuchs und anderen Zeichen einer schwachen Entwicklung, unterscheidet sich Otboj ziemlich stark von den halbblütigen Formen und neigt nach seinen besonderen Merkmalen zum Wisent hin.

Der Kopf hat einen wisentartigen Bau, was besonders durch die starke Entwicklung der Behaarung ausgedrückt ist; wie bei Vollblut-



Wisenten sind der Bart und der Haarschopf an der Unterbrust stark entwickelt. Die Hörner sind jedoch, wie bei allen halbblütigen Formen, eher den Hörnern eines Rindes ähnlich. — Der Körper des Otboj trägt nach seinem allgemeinen Typus, der Entwicklung des Buckels und der Hinterhand den Charakter eines Wisents; dasselbe kann auch vom Schweif gesagt werden (vergl. Fig. 13). Die Farbe ist etwas heller als beim Wisent (der Einfluß der Mutter Galka ist bemerkbar), die Menge des noch nicht abgestreiften Winterhaares macht Otboj einem jungen

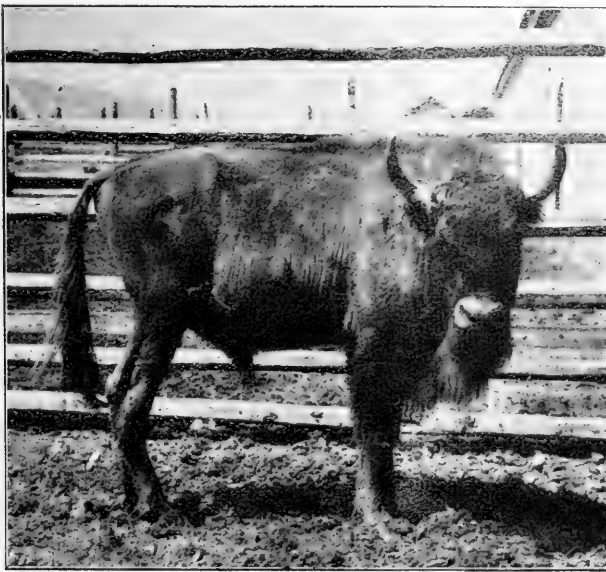


Fig. 13. Dreiviertelblütiges Wisentmännchen „Otboj“, 2 Jahre alt.

Wisent sehr ähnlich. Mit einem Wort, hier ist, wie man dies bei dreiviertelblütigen Formen erwarten mußte, die Ähnlichkeit mit der wilden Form größer als diejenige mit dem Hausrind.

Dasselbe bemerken wir bei einer anderen ähnlichen Form und zwar bei der Golubka, (Fig. 14), welche im Gegensatze zu Otboi ein vollentwickeltes Weibchen darstellt. Was den allgemeinen Bau, den Buckel, den Schweif und den Rumpf dieser Form anbetrifft, so können wir hier alles von Otboj Gesagte wiederholen. Die Farbe der Golubka ist dunkler und erinnert im allgemeinen an die Farbe der Wisentkühe. Der Haarschopf an der Unterbrust und der Bart sind entwickelt, der

Kopf ist aber nicht so dicht behaart wie bei den wilden Formen und erinnert deshalb mehr an einen Rinderkopf. Die Hörner der Golubka sind jedoch schon ganz anders als bei ihrer Mutter Galka und stehen ihrer Form nach den Hörnern der Wisentkühe näher, so weit man hierüber ohne genaue Messungen urteilen kann, die bei dieser Form nicht ausgeführt worden sind.

Beide aus der Kreuzung von Wisent und Hausrind hervorgegangenen Männchen (Herkules und Otboj) sind trotz der künstlichen Aufzucht nicht zahm geworden.

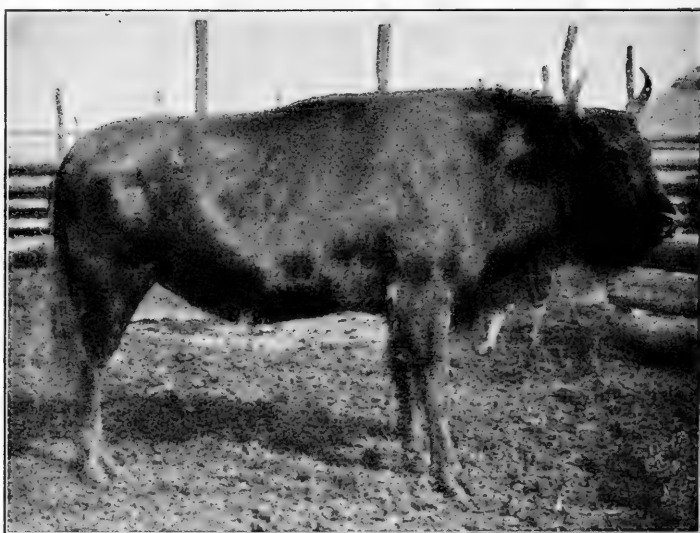


Fig. 14. Dreiviertelblütiges Wisentweibchen „Golubka“, 5 Jahre alt.

Über das Gebahren der Weibchen ist nur das von den Hybriden der Bisone Mitgeteilte zu wiederholen.

### **Trigene Bastarde zwischen Bison, Wisent und Hausrind.**

(Wisent-Bison-Rinder).

Diese äußerst interessanten Formen, die zur Gruppe der sogenannten trigenen Bastarde gehören, wurden aus den durch Kreuzung von Bison und Hausrind hervorgegangenen oben beschriebenen Weibchen und dem früher beschriebenen Wisentstier A erhalten. Zurzeit befinden sich in Askania-Nova 6 erwachsene derartige Formen:

- ♂ Bjelomordij, 5 Jahre, geboren im September 1908, von der Halbblutbisonkuh Staraja und dem Wisentstier A.  
♂ Petjka, 3 Jahre, geboren im Februar 1910, von denselben Eltern.  
♂ Dubass, 2½ Jahre, geboren im Dezember 1910, von denselben Eltern.  
♂ Martin, 3 Jahre, geboren im August 1910, von der Halbblut-Bisonkuh Podpalaja und dem Wisentstier A.  
♀ Lyssa, 5 Jahre, geboren im Juni 1908, von denselben Eltern.  
♀ Tschubataja, 4 Jahre, geboren im März 1909, von der dreiviertelblütigen Bisonkuh Slepaja und dem Wisentstier A.

Die letztere Form zeigt Unterschiede von den übrigen: während die ersteren vier Formen  $\frac{1}{4}$  Rinderblut enthalten ( $B \frac{1}{2} + A \frac{1}{4} T \frac{1}{4}$ ), hat die Tschubataja nur  $\frac{1}{8}$  solchen Blutes ( $B \frac{1}{2} + T \frac{1}{4} A \frac{1}{8}, T \frac{1}{8}$ ) unter den einfachen Kreuzungen zwischen Bisonstier und Kuh des Hausrindes oder zwischen Wisentstier und Kuh des Hausrindes sind solche Hybriden noch nicht erhalten worden.

Während unseres Aufenthaltes in Askania-Nova gesellte sich zu diesen 6 Wisentbisonrindern noch ein Männchen von der Slepaja und dem Wisentstier Wanka. Nach dem Blutbestande entspricht dasselbe vollständig der Tschubataja, so daß beide nun ein einander gleichwertiges Paar darstellen. Dieses Stierkalb wurde im Alter eines Monats von der Mutter genommen und zur künstlichen Aufzucht in den Tierpark übergeführt.

Was die Fruchtbarkeit dieser Formen anbetrifft, so sind wahrscheinlich sowohl die Männchen, wie auch die Weibchen fruchtbar. Wenigstens zeigte die Untersuchung des Spermas des Stieres Petjka, daß es normale Spermien enthält<sup>1)</sup>; übrigens ist bis jetzt ein Nachwuchs von diesem Männchen noch nicht erhalten worden, und der Besitzer hat in dieser Richtung auch noch gar keine regelrechten Versuche angestellt. Die Fruchtbarkeit der Weibchen ist durch den von denselben erhaltenen Nachwuchs festgestellt worden. Die Lyssa gebar vom Wisentstier Wanka 1912 ein Stierkalb Staljnoi, welches jedoch im Alter von 6 Monaten eingegangen ist. Während unseres Aufenthaltes in Askania-Nova gebar die Tschubataja ein Stierkalb von einem unbekannten Vater, (die Daten über die Deckung dieser Form stimmten nicht mit der Zeit der Geburt des Kalbes).

<sup>1)</sup> Vergl. E. Ivanov, Comptes rendus Soc. Biol. LXXV. 1913.

Unsere Beschreibung der männlichen Wisentbisonrinder beginnen wir mit der Beschreibung des ältesten und besonders gut entwickelten Bjelomordij (Fig. 15). Diese Form ist wie alle Wisentbisonrinder sehr eigentümlich und unterscheidet sich durch eine Reihe von Merkmalen sowohl von den Halbblutbisonen als von den Halbblutwisenten.



Fig. 15. Männliches Wisentbisonrind „Bjelomordij“, 5 Jahre alt.

Der Kopf und der ganze Vorderkörper erinnern durch die starke Entwicklung des Haarkleides an die wilden Vertreter der Gattung Bison. Es ist nicht leicht zu entscheiden, welche Merkmale hier mehr auf den Bison und welche mehr auf den Wisent hinweisen, jedoch ist die Ähnlichkeit mit dem Wisent vielleicht größer, obgleich der Habitus des Kopfes im allgemeinen ziemlich eigenartig ist. Im Nacken steht ein Büschel dichter Haare, der Hals ist mit ebensolchen dichten Haaren bedeckt, der Bart und der Haarschopf an der Unterbrust sind ebenso stark entwickelt wie beim Wisent. Auch die Vorderfüße sind bis zum Knie mit langen Haaren besetzt, wenn auch spärlicher als dies beim

Wisent oder Bison der Fall ist. Die Hörner aber weisen bei dieser Form, wie bei den meisten unserer Hybriden, den Rindercharakter auf.

Im Körperbau des Bjelomordij bemerkt man eine scharf ausgesprochene Ähnlichkeit mit dem Wisent und nicht mit dem Bison oder den halbblütigen Formen. Diese Ähnlichkeit erkennt man an der Entwicklung des Buckels und am Abriß des Rückens, der Lenden und des Kreuzes. Der Schweif unterscheidet sich jedoch sowohl vom Schweife

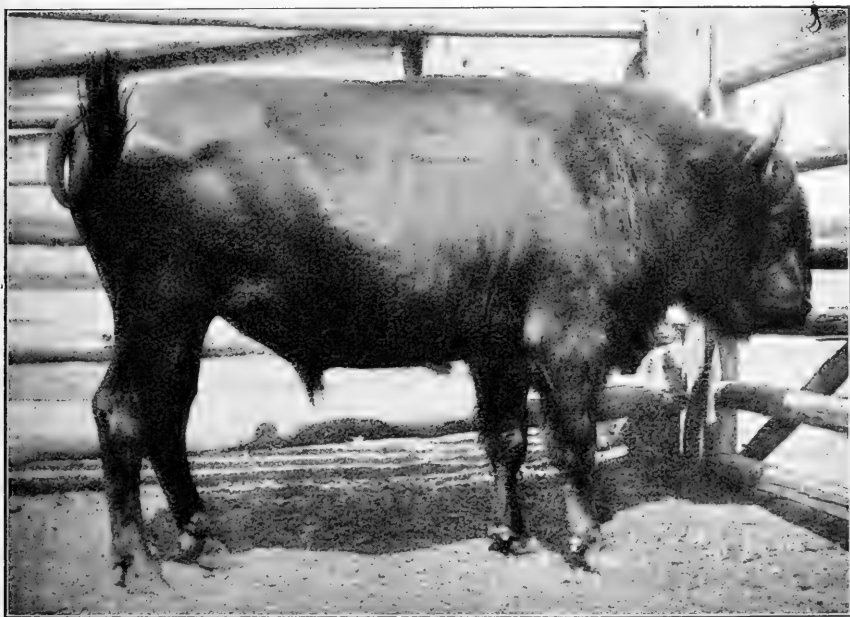


Fig. 16. Männliches Wisentbisonrind „Petjka“, 3 Jahre alt.

des Wisents, wie auch vom Schweife der Kreuzungen zwischen Wisent und Rind dadurch, daß er bis zur Quaste kurzbehaart und ziemlich kurz ist, jedoch länger als der Schweif eines Wisents. Der Schweif ähnelt am meisten dem Schweif Mischkas und anderer halbblütiger Bisons.

Die Farbe des Bjelomordij ist dunkel, obwohl etwas heller als die Farbe eines Bisons oder seiner Mutter Slepaja und kommt der Farbe eines Wisents nahe. Der Kopf, der Bart, der Schopf an der Unterbrust und die Vorderfüße bis zum Knie sind schwarz. An einigen Stellen der Seiten war längeres Winterhaar erhalten.

Mit einem Worte, wie dies aus der Beschreibung und der Photographie hervorgeht, haben wir es hier mit einer sehr originellen Form zu tun, welche dem Wisent näher steht, jedoch nicht gleich dem  $\frac{3}{4}$ -blütigen Wisent Otboj, sondern mit einem merkbaren Einfluß der Mutter, einer Halbblutbisonkuh (Schweif, Farbe).

Dem Alter nach folgt dem Bjelomordij sein leiblicher Bruder Petjka (Fig. 16). Dieser ist etwas niedriger als ersterer, sieht ihm aber sehr ähnlich. Der Unterschied besteht in Kopf und Vorderkörper. Dieses kommt daher, daß das Haarkleid bei Petjka nicht so stark entwickelt

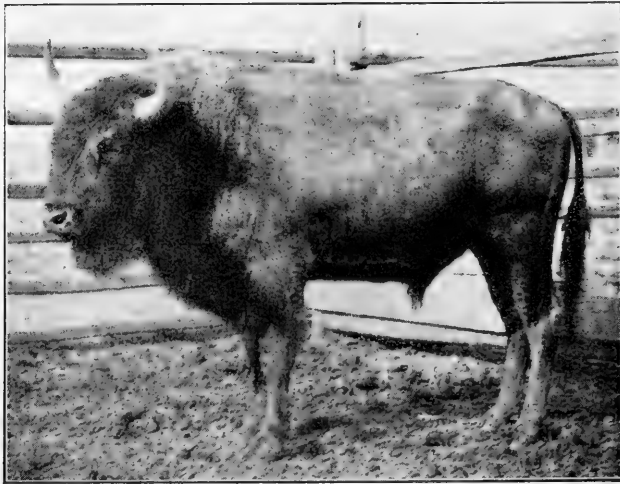


Fig. 17. Männliches Wisentbisonrind „Dubass“,  $2\frac{1}{2}$  Jahre alt.

ist: der Haarschopf im Genick, die Haare am Halse, der Haarschopf an der Unterbrust sind bei ihm weniger entwickelt als bei Bjelomordij, woher eine größere Ähnlichkeit mit dem Rinde resultiert, welchem der Bjelomordij garnicht ähnlich sieht. Jedoch ist aus den Messungen ersichtlich, daß der Bau des Kopfes und der Charakter der Hörner bei beiden Formen ein sehr nahestehender ist.

Der dritte leibliche Bruder dieser Formen ist Dubass (Fig. 17). Er ist 10 Monate später als Petjka geboren und etwas kleiner als dieser. Er hat dieselben Merkmale wie Bjelomordij und Petjka; was aber die Behaarung des Kopfes und des Vorderkörpers anbetrifft, so nähert er sich in dieser Hinsicht dem Bjelomordij und unterscheidet sich merkbar von Petjka.

Somit haben wir unter leiblichen Brüdern einen Unterschied in Betreff der geschilderten Merkmale, welcher nicht durch den Altersunterschied bedingt ist. Zu dieser wichtigen Erscheinung werden wir am Ende unserer Arbeit zurückkehren.

Das letzte Wisentbisonrindermännchen Martin (Fig. 18) stammt von einer andern Halbblutbisonkuh und zwar von der Podpalaja und steht seinem Alter nach zwischen Petjka und Dubass. Es ist jedoch weniger groß als Petjka, und nicht größer als Dubass und überhaupt



Fig. 18. Männliches Wisentbisonrind „Martin“, 3 Jahre alt.

nicht besonders stark entwickelt. Der Charakter der drei von uns beschriebenen Wisentbisonrinder findet sich auch bei ihm erhalten, jedoch mit einer bedeutenden Abweichung. Der Bau des Kopfes ist etwas anders und das Haarkleid ist an ihm und am Vorderkörper schwächer entwickelt, worin er Petjka noch am meisten nahesteht. Die Hörner sind kleiner als bei den anderen männlichen Wisentbisonrindern, worin sich vielleicht der Einfluß der Großmutter (Shorthornkuh) äußert. Der Buckel dagegen ist bei Martin größer als bei den anderen gleichen Formen, was vielleicht ebenfalls durch seine Abstammung von der Podpalaja erklärt werden kann. Im übrigen ist der Körperbau der gleiche

wie bei Bjelomordij, Petjka und Martin. Was den Schweif anbetrifft, so sind die Haare bis zur Quaste bedeutend länger als bei anderen männlichen Wisentbisonrindern. Man wird übrigens nicht unberücksichtigt lassen können, daß diese Form jung und noch schlecht entwickelt ist; vielleicht werden sich mit der Zeit irgend welche anderen besonderen Merkmale herausstellen.

Das weibliche Wisentbisonrind Lyssa (Fig. 19) ist die leibliche Schwester Martins, nur bedeutend älter und bereits vollständig entwickelt. Ihr Kopf hat wie der Kopf aller Weibchen eine geringere



Fig. 19. Weibliches Wisentbisonrind „Lyssa“, 5 Jahre alt.

Behaarung, weshalb die Ähnlichkeit mit einer gewöhnlichen Kuh größer ist. Der Bart und der Haarschopf an der Unterbrust sind jedoch ziemlich stark entwickelt. Die Hörner der Lyssa haben nicht die Form von Kuhhörnern, sondern eher den Charakter eines Wisenthornes, soweit man dies überhaupt ohne genaue Messungen beurteilen kann. Im übrigen ist die Ähnlichkeit mit einer Wisentkuh sehr groß, namentlich in bezug auf den allgemeinen Bau des Körpers, den Buckel und den Schweif, welcher sich merkbar von den Schweifen der männlichen Wisentbisonen unterscheidet (vergl. Fig. 19). Die Farbe ist etwas dunkler als bei den Wisenten, an der Hinterhand ist stellenweise das Winterhaar erhalten.



Im allgemeinen weist diese Form gleich ihren Brüdern, besonders dem Bjelomordij und Dubass, am meisten den Wisenten eigentümliche Merkmale auf; im Gegensatz zu den Brüdern ist aber der Einfluß der Mutter, einer halblütigen Bisonkuh, bei Lyssa weniger ausgesprochen. Die männlichen Wisentbisonochsen unterscheiden sich, wie wir gesehen haben, ganz bedeutend vom dreiviertelblütigen Wisentstier Otboj; hier ist jedoch die Ähnlichkeit zwischen Lyssa und der dreiviertelblütigen Wisentkuh Golubka eine sehr große.



Fig. 20. Weibliches Wisentbisonrind „Tschubataja“, 4 Jahre alt.

Wir haben jetzt nur noch das weibliche Wisentbisonrind mit  $\frac{1}{8}$  Blut von *Bos taurus*, die Tschubataja (Fig. 20) zu erwähnen. —

Der Kopf dieser Form erinnert in seinem allgemeinen Bau, der Entwicklung der Behaarung und des Bartes am meisten an den Kopf eines weiblichen Wisentbisons. Die Hörner haben auch hier, wie aus unserer Photographie ersichtlich ist, nicht die dem Stier oder der Kuh des Hausrindes eigene Form, sondern die für die Gattung *Bison* typische Form.

Wie bei diesen wilden Formen, geht auch hier die Behaarung des Kopfes in einen dichten Haarschopf, an der Unterbrust über, welcher sich am Oberteil der Vorderfüße bis zum falschen Knie verbreitet.

Ihrem Körperbau nach ist die Tschubataja einem weiblichen Wisentbison sehr ähnlich. Der Schweif ähnelt mehr dem Schweif eines Wisents, ist aber kürzer und zeigt bis zur Quaste den für die Kreuzungen zwischen Bison und Hausrind, darunter auch Slepaja, eigentümlichen Charakter.

Im allgemeinen zeigt die Tschubataja eine größere Ähnlichkeit nicht mit den vollblütigen Wisent- oder Bisonkühen oder mit den Kreuzungen zwischen Wisent- oder Bisonstier und dem Hausrind, sondern mit der einzigen in Askania-Nova vorhandenen Wisentbisonkuh Sanka (vergl. Fig. 4). Diese Eigentümlichkeit ist ganz verständlich, wenn wir die Entstehung beider Formen, d. h. die Zusammenstellung ihres Blutes in Rechnung ziehen. Das Blut der Sanka besteht aus  $\frac{1}{2}$  B und  $\frac{1}{2}$  A, das der Tschubataja aus  $\frac{1}{2}$  B,  $\frac{3}{8}$  A und  $\frac{1}{8}$  T; beide haben, wie wir wissen, ein und denselben Vater und der Unterschied zwischen den Müttern ist nicht allzugroß, die Mutter der Sanka ist eine Vollblutbisonkuh, die Mutter der Tschubataja — Slepaja — eine der reinen Form sehr ähnliche dreiviertelblütige Bisonkuh.

Was das Gebahren aller Wisentbisonrinder betrifft, so sind die Weibchen Lyssa und Tschubataja recht wild. Von den Männchen ist Bjelomordij die wildeste Form. Die übrigen Männchen, Petjka, Dubass und Martin sind unter künstlichen Bedingungen aufgezogen worden, was indessen nur auf Petjka eingewirkt und ihm einen gutmütigen und ruhigen Charakter verliehen hat. Dubass und Martin sind noch jung, aber schon jetzt kann man behaupten, daß sie, besonders aber Dubass, eher dem Bjelomordij, als dem Petjka ähnlich werden.

Wir haben bisher noch nichts über die Kälber der von uns beschriebenen Hybriden mitgeteilt. Während unseres Aufenthalts in Askania-Nova wurden drei solcher Kälber geboren: von Sanka und Wasjka (die zweite Generation der Wisentbisone), von Slepaja und dem Wisentstier Wanka (wie die Tschubataja) und einem unbekannten Vater. Alle neugeborenen Stierkälber hatten eine hellrote Farbe und ähnelten in der Färbung den Kälbern der Hausrinder. Es ist zu erwarten, daß diese Farbe im ersten Lebensjahre durch eine dunklere ersetzt werden wird.

Gleichzeitig wurde noch ein vollblütiger Wisent von der Wisentkuh Bystraja und dem Wisentstier Wanka geboren. Seine Farbe war eine etwas andere, und zwar dunkelbraunfarben. Neugeborene Bisonkälber haben wir nicht gesehen, aber nach den Angaben von Allen haben dieselben bei der Geburt eine kastanienbraune Farbe und dunkeln später nach.

### Messungen einiger Hybriden.

Die Beschreibung der äußeren Form eines Tieres, sogar wenn sie von Photographien begleitet ist, bietet uns sehr wenig, und ein viel zuverlässigeres Mittel zum Studium bilden die nach einem bestimmten Programm ausgeführten Messungen. Wir haben uns deshalb die Aufgabe gestellt, ungeachtet aller Schwierigkeiten, an einigen der von uns beschriebenen Hybriden Messungen vorzunehmen.

Zur Messung wurde das Tier in einen besonderen, vor einem Jahre zu diesem Zweck konstruierten Stand gebracht. Die eine Wand dieses Standes war beweglich und konnte durch Seile der andern Wand genähert werden, um das widerspenstige Tier in einer bestimmten Lage zu fixieren. Die unbewegliche Wand war massiv, die bewegliche bestand aus Latten mit großen Zwischenräumen, durch welche man das Tier bequem messen konnte. Die Diele des Standes war aus Holz und ganz glatt.

Zum Messen gebrauchten wir den Meßstab von Lydtin, den Meßzirkel von Wilkens und ein stählernes Bandmaß. Die Messungen wurden nach dem von E. F. Liskun ausgearbeiteten und in seiner Arbeit „Das deutsche rote Kolonistenvieh<sup>1)</sup>“ beschriebenen vollständigen Schema ausgeführt. Seine Messungen haben wir durch weitere ergänzt, welche die Länge des Schweifes betreffen.

Wie zu erwarten war, erwies sich das Messen der Hybriden im Stande als eine schwierige Aufgabe. Die Tiere stießen um sich und versuchten aus dem Stande herauszuspringen, wobei sie nicht selten mit den Füßen zwischen die Latten der beweglichen Wand gerieten usw. Man kann bei diesen Messungen nicht auf eine absolute Genauigkeit rechnen und nicht selten mußten die Messungen, um ein mehr oder weniger genaues Resultat zu ergeben, mehrere Male wiederholt werden.

Einige die Länge einzelner Körperteile (des Widerrists, des Vorderkörpers, der oberen Brustlänge, der Lendenlänge) betreffende Messungen mußten ungeachtet ihres Interesses, wegen der Unmöglichkeit brauchbare Maße zu erhalten, unterlassen werden. Andere Messungen gelangen nur bei einigen ruhigeren Hybriden, während sie bei anderen Formen gar nicht gelangen; infolgedessen sind einige Formen viel ausgiebiger gemessen worden, als die anderen. Endlich mußte auf die Messung einer ganzen Reihe von Hybriden gänzlich verzichtet werden: hierher gehören

---

<sup>1)</sup> Arbeiten aus dem Zootechnischen Bureau Lieferung V, 1911 russisch.

erstens die wildesten Formen, wie die vollblütigen Wisente, Bisone und Wisentbisone, und zweitens die zur Zeit der Messungen trächtigen oder kleine Kälber säugenden Weibchen.

Im ganzen gelang es uns 12 Tiere zu messen; die Resultate dieser Messungen sind in nachstehender Tabelle enthalten. Mit einem Fragezeichen haben wir solche Maße versehen, die uns aus irgend einem Grunde nicht ganz genau erschienen. Zweifellos ungenaue Angaben sind in die Tabelle überhaupt nicht aufgenommen worden.

Nr. nach Liskun	Messungen.
1. (1)	Entfernung zwischen den Spitzen der Hörner.
2. (2)	Größte Entfernung zwischen den äußeren Flächen der Hörner, annähernd in der Mitte der Verbindungslinie zwischen der Mitte des Occipitalkammes und der Mitte der Linie, welche die Hörnerspitzen miteinander verbindet, gemessen.
3. (3)	Breite der Stirne zwischen den Hörnern.
4. (4)	Gerade Länge des Hornes.
5. (5)	Länge des Hornes nach der äußeren Krümmung gemessen.
6. (6)	Umfang des Hornes an seiner Basis gemessen.
7. (7)	Länge des Kopfes von der Mitte des Occipitalkammes bis zum Flotzmaul.
8. (8)	Länge der Stirne von der Mitte des Occipitalkammes bis zur Verbindungslinie zwischen den inneren Augenwinkeln.
9. (9)	Länge der Schnauze von dieser Linie bis zum Flotzmaul.
10. (10)	Länge des Flotzmaules.
11. (11)	Geringste Breite der Stirne in den Schläfen.
12. (12)	Größte Breite der Stirne über dem hinteren oberen Rand der Augenhöhlen.
13. (13)	Breite der Schnauze zwischen den inneren Augenwinkeln.
14. (14)	Breite der Schnauze in den Wangen zwischen den Gesichtsbeulen.
15. (16)	Brustumfang in der Senkrechten, welche vom hinteren oberen Rand der Skapula gefällt ist.
16. (23)	Umfang der Fußwurzel (des Carpus).
17. (24)	Umfang des Metacarpus.
18. (25)	Umfang des Sprunggelenkes (Suffragium).
19. (26)	Umfang der Schweifwurzel.
20. (27)	Horizontale Körperlänge von der Mitte des Widerristes bis zu der durch den Sitzbeinhöcker geführten Senkrechten.

Nr. nach  
Liskun.

21. (28) Schräge Körperlänge von der Mitte des Widerristes zum hinteren, oberen und äußeren Rande des Sitzbeinhöckers.
22. (30) Grundlänge des Körpers vom Schultergelenk bis zum Sitzbeinhöcker.
23. (32) Länge der Schulter vom Schultergelenk bis zur Mitte des Widerristes.
24. (34) Länge des mittleren Teiles des Körpers vom hinteren Rand des Schulterblattes bis zum vorderen Rand des Darmbeines.
25. (35) Länge der Hinterhand vom vorderen Rande des Darmbeines bis zum oberen, hinteren äußersten Vorsprung des Sitzbeinhöckers.
26. Länge des Schweifes bis zum letzten Schwanzwirbel.
27. Länge des Schweifes bis zur Spitze der Haarquaste.
28. (38) Höhe im Widerrist.
29. (39) Höhe des Rückens am letzten Rückenwirbel.
30. (40) Höhe der Lenden in der Senkrechten von der vorderen Fläche der Hüften.
31. (41) Höhe des Kreuzes in der Senkrechten durch die Mitte des Kniegelenkes.
32. (42) Höhe des Schweifwurzel.
33. (43) Höhe in den Sitzbeinhöckern.
34. (44) Höhe in den Hüften.
35. (45) Höhe der Schulter vom Schultergelenk.
36. (46) Höhe des Ellenbogens von der Spitze des Ellenbogenhöckers.
37. (48) Höhe des Knies.
38. (49) Höhe der Fußwurzel (Carpus).
39. (50) Höhe des Sprunggelenkes.
40. (51) Tiefe der Brust hinter den Schulterblättern.
41. (52) Tiefe der Vorderbrust von dem Dornfortsatz des ersten Rückenwirbels bis zum Brustbeinschnabel.
42. (53) Tiefe der Hinterhand in der Senkrechten durchs Kniegelenk.
43. (54) Entfernung vom Sitzbeinhöcker bis zum Suffragium.
44. (55) Entfernung vom Suffragium bis zu den Hüften.
45. (56) Breite der Brust in den Schultergelenken.
46. (57) Breite der Brust hinter den Schulterblättern.
47. (58) Breite der Lenden zwischen den äußeren Rändern der Seitenfortsätze des 4. Lendenwirbels.
48. (59) Breite des Beckens in den Hüften.
49. (60) Breite des Beckens in den Hüftgelenken.
50. (61) Breite des Beckens zwischen den Vorsprüngen der Sitzbeine.

Laufende Nr.	Kreuzungen zwischen Bison und Hausrind				Kreuzungen zwischen Wisent und Hausrind				Wisentbisonrinder			
	Mischka	Staraja	Podpalaja	Belaja	Herkules	Galka	Dunja	Otboj	Petjka	Bjelomordij	Dubass	Martin
1	70	35	33	—	66	37	41,5	50	65	50	47	47
2	81	—	—	—	70	—	52	54	72?	—	—	—
3	21,5	20	19,5	18	24	26	18?	20,5	26	24	27	22?
4	40	27	24,5	25	32,5	32,5	24	22	32,5	—	23?	—
5	56,5	43,5	—	36	48,5	48,5	35	34	48,5	—	—	—
6	31	21?	21?	18	27	20	20	24	28	—	28	—
7	47	48,5	50	48	48	49	42?	40,5	48	47	45	48
8	—	25?	—	24?	26	26	26?	23,5	25,5	23?	—	27
9	25	—	25?	26?	23	—	17	17	22	—	20	—
10	12	9 <sup>1</sup> / <sub>4</sub>	11	10	9,5	11	9,5	—	11	11	9	—
11	25	20	20	17,5	22	21	19	18,5	26,5	27	24	23
12	31	26	26	24	26,5	25	23	24	30,5	31	27	27?
13	27	19	20	16	19	21	19	16	21	20	20	—
14	—	17	17,5	16	17,5	18,5	16,5	15	18	—	—	16
15	235	—	222	204	193	213	—	—	207	—	—	—
16	41	—	33	29	33	28,5	—	—	35,5	—	—	—
17	20	—	20	19	19	19,5	—	—	22	—	—	—
18	51,5	—	41	41	49	43	—	—	45	—	—	—
19	26	—	22	19	22	27	—	—	27	—	—	—
20	169	—	—	—	137	—	—	—	137	—	—	131
21	171	—	—	—	140	—	—	—	139	—	—	—
22	191	156	158	153	163	158	143,5	128	163	163	145	156
23	71	—	—	63	61?	—	—	—	62,5	—	—	—
24	87	—	—	—	78	—	—	—	76	—	—	—
25	57	—	—	—	57	—	—	—	53,5	—	—	—
26	65	—	65	67	70	72	76	—	65	—	—	—
27	105	—	123	118	130	128	96	—	99	—	—	—
28	157	135,5	153	139	151	153	142,5	128	154	159	140?	151
29	155	130	146,5	135	148,5	147,5	138,5	—	149	152,5	—	147
30	151	131	145	133	146,5	149	143,5	—	148	151	—	148
31	146	129	146	131	145,5	147	144	—	148	—	—	148
32	140,5	124	140,5	126	144,5	143,5	139	—	136,5	133	—	142,5
33	127	112	121	117	—	132	122	116,5	126	123	—	127
34	140	119	132	127	—	140	—	—	138	137,5	—	—
35	101	89	92,5	91	100	96	—	—	99	—	—	—
36	78 bis 83?	77,5	71	74	80	79	—	—	79	72	—	81
37	94	85	88	86	90	94	—	—	84	—	—	—

Laufende Nr.	Kreuzungen zwischen Bison und Hausrind				Kreuzungen zwischen Wisent und Hausrind				Wisentbisonrinder			
	Mischka	Staraja	Podpalaja	Belaja	Herkules	Galka	Dunja	Otboj	Petjka	Bjelomordij	Dubass	Martin
38	40	39	36	37	39	41	—	—	37	34	—	—
39	57	—	49	53	54	62	—	—	54	—	—	—
40	94	81	87	80	79	82	72	—	83,5	87	—	78,5
41	85	—	—	—	—	—	—	—	85	—	—	—
42	61,5	—	—	—	64,5	—	—	—	63,5	—	—	—
43	71	—	—	—	75,5	79	—	—	75	—	—	76,5
44	99	—	—	—	100	101	—	—	95	—	—	94
45	40	—	—	—	37,5?	—	—	—	45	—	—	—
46	47,5	37	48	44,5	38,5	49,5	41	—	43	39	—	—
47	42	—	—	—	38,5?	—	—	—	37,5	—	—	—
48	58	43	56	47,5	45,5	54	45	—	48,5	57	—	—
49	53	—	—	—	43 $\frac{1}{4}$	46	—	—	44,5	—	—	—
50	11,5	—	14	11	11	13	—	—	13	—	—	—

Bei der Bearbeitung des durch die Messungen erhaltenen Materials schreitet man gewöhnlich zur Herstellung von Diagrammen. Dabei werden auf einer horizontalen geraden Linie in gleichen Entfernungen senkrechte Linien nach der Zahl der Messungen und auf letztere die absoluten Werte der Messungen aufgetragen; durch Verbindung der so erhaltenen Punkte miteinander erhalten wir eine das gemessene Tier charakterisierende Kurve. Beim Vergleich einer Anzahl von Kurven verschiedener Tiere kann man dann mitunter interessante Schlüsse ziehen.

Statt die absoluten Werte zu verwenden, werden die Messungen bisweilen miteinander verglichen und in die Diagramme relative Werte eingetragen, wobei die absoluten Werte in Prozentsen irgend einer als 100 festgesetzten Messung ausgedrückt werden. Als eine solche Grundmessung wird gewöhnlich die Länge des Körpers, die Höhe im Widerrist, oder aber die halbe Summe dieser Werte oder dergl. m. angenommen. Abgesehen von der zweifelhaften Brauchbarkeit solcher Werte bei der Beurteilung des Exterieurs, worüber die Meinungen sehr geteilt sind, haben wir uns entschlossen, hauptsächlich wegen der geringen Zahl der gemessenen Tiere von relativen Werten abzusehen. Wir werden deshalb in der Folge bei der Konstruktion unserer Kurven nur die in der obigen Tabelle enthaltenen absoluten Größen verwenden.

Was die Reihenfolge der Verteilung der Messungen in unserem Diagramm anbetrifft, so konnten wir dieselben wegen des Fehlens einiger Daten bei vielen von uns beschriebenen Hybriden nicht in der tabellarischen Reihenfolge anführen. Von dem Standpunkte ausgehend, daß analoge Werte nebeneinander stehend angegeben werden müssen (d. h. die Maße des Kopfes an einer Stelle des Diagramms, die Maße der Höhe des Rumpfes an einer anderen usw.), sowie auch zur Vermeidung von Unterbrechungen in den Kurven haben wir folgende Verteilung der Messungen in den Diagrammen getroffen.

- 7, 10, 11, 12, 13, 14 Länge und Breite des Kopfes.
- 22 Grundlänge des Rumpfes.
- 28, 29, 30, 31, 32, 33, 34 Höhe des Rumpfes.
- 40 Tiefe der Brust hinter den Schulterblättern.
- 46, 48 Breite der Brust hinter den Schulterblättern und des Beckens in den Hüften.
- 26, 27 Länge des Schweifes.
- 38, 36, 35, 37, 39 Höhe der einzelnen Extremitätenabschnitte.
- 16, 17, 18, 19 Umfang der Füße und der Schwanzwurzel.
- 43, 44 Entfernung vom Suffragium bis zum Sitzbeinhöcker und den Hüften.
- 49, 50 Breite des Beckens.
- 20, 21, 24, 25 Länge des Rumpfes.
- 42, 41 Tiefe des Vorderkörpers und der Hinterhand.
- 45, 47 Breite der Brust in den Schultergelenken und den Lenden.

Die hier nicht angegebenen Messungen sind in unser Diagramm I gar nicht eingetragen, so sind die Nr. 1—6 bei uns in ein besonderes, den Bau der Hörner betreffendes Diagramm II aufgenommen worden, andere Messungen, wie Nr. 8, 9, 23, können nicht als besonders genau angesehen werden und sind deshalb unberücksichtigt geblieben.

Die zu einzelnen Formen gehörenden Kurven sind in den Diagrammen so angeordnet, daß sie leicht miteinander verglichen werden können.

Als erste sind in das Diagramm I die Kurven der Kreuzungen zwischen Bison und Hausrind, d. h. diejenigen von Belaja, Podpalaja, Staraja und Mischka eingetragen worden. Bei allen diesen Formen fällt ein recht bedeutender Parallelismus folgender Merkmale in die Augen: der Höhe der Hinterhand (31—32), der Breite der Brust hinter den Schulterblättern (34—46), der Länge des Schweifes (26—27) und



der Höhe der Extremitätenabschnitte (38—39). Die anderen Teile der Kurven zeigen keinen derartigen Parallelismus für alle Formen.

Wenn man jede Kurve in ihrem Ganzen untersucht, so erscheinen die Kurven der Halblut-Bisonkühe Staraja und Podpalaja, ungeachtet der verschiedenen Mütter (bei ersterer eine ukrainische Steppenkuh, bei der letzteren eine Shorthornkuh), am meisten miteinander übereinstimmend. Der größte Unterschied in diesen Kurven ist in dem Teile, welcher die Kontur des Rückens charakterisiert (28—32), zu bemerken, was übrigens auch schon aus den Photographien ersichtlich ist. Dagegen sind die Teile der Kurve, welche die Elemente des Kopfes bilden (7—14), einander sehr nahe stehend.

Die Kurven der Podpalaja und Belaja zeigen einen noch größeren Unterschied, da bei ihnen nicht nur die Kontur des Rückens, sondern auch die Form des Kopfes verschieden ist, d. h. im vorderen Drittel der Kurve (7—31) kein Parallelismus gefunden werden kann. Wir werden im Auge behalten müssen, daß die Belaja zwar eine Tochter der Podpalaja ist, jedoch durch den Vater, einen Shorthorn, mehr Blut eines *Bos taurus* enthält.

Ein noch geringerer Parallelismus herrscht zwischen der Kurve des Mischka und den Kurven der Halb- und Dreiviertelblut-Bisonkühe, was wahrscheinlich in nicht geringem Maße vom Geschlechtsunterschied abhängt. Es muß darauf hingewiesen werden, daß die größte Ähnlichkeit der Kontur des Rückens (28—32) zwischen Mischka und Belaja besteht.

Wenn wir uns nunmehr den Kreuzungen zwischen Wisent und Rind zuwenden, deren Kurve im unteren Teile des Diagramms angegeben ist, so bemerken wir, daß hier der Parallelismus zwischen allen Formen bedeutend geringer ist. Übrigens war dies schon a priori zu erwarten: unter den Kreuzungen zwischen Bisonstier und Hausrind besitzen wir Kurven nur für ganz ausgewachsene Tiere, nicht unter 7 Jahren, während die Gruppe der nunmehr von uns zu behandelnden Hybriden in bezug auf das Alter einen viel mannigfaltigeren Bestand aufweist. Selbst wenn wir den Dreiviertelblut-Wisentstier Otboj wegen seiner kleinen Kurve ganz unberücksichtigt lassen, bemerken wir doch auch unter den Halblut-Wisenten einen großen Unterschied im Alter: Herkules ist 3 Jahre, Galka 8 Jahre, Dunja 2 Jahre alt, wobei letztere sehr unvollständig ausgemessen ist, so daß wir eigentlich nur die an Alter sehr verschiedenen Galka und Herkules miteinander vergleichen können.

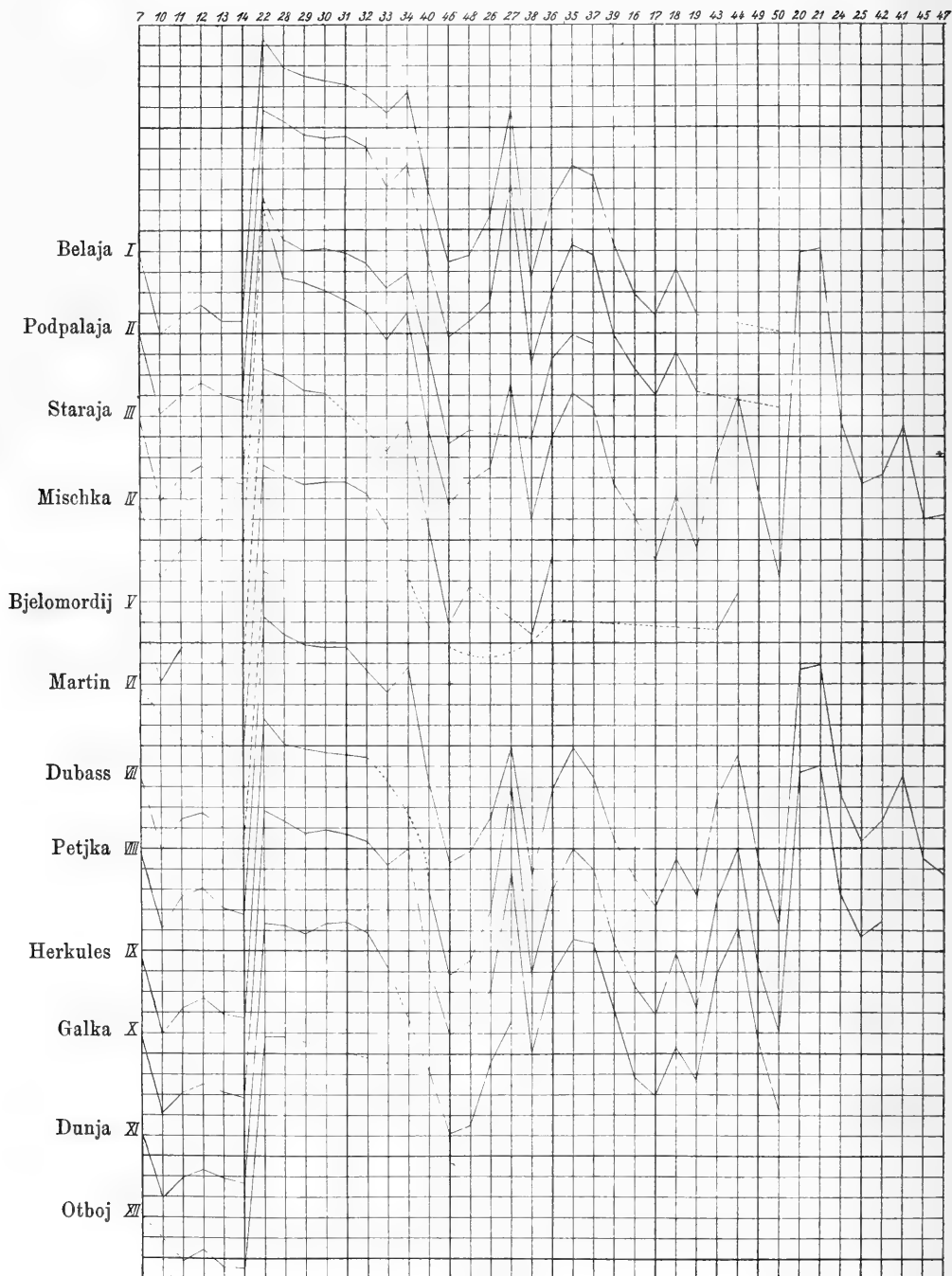


Diagramm I.

Nichtsdestoweniger wird man auch hier von einer Übereinstimmung sprechen können, und zwar: bei Herkules, Galka und Dunja in der Tiefe und Breite der Brust hinter den Schulterblättern und der Breite des Beckens in den Hüften (40—48), bei Herkules und Galka in der Entfernung zwischen den Sitzbeinhöcken und der Hüfte vom Suffragium und in der Breite des Beckens (43—50). Ziemlich übereinstimmend sind bei diesen zwei Formen die Teile der Kurven, welche die Höhe der Extremitätenabschnitte betreffen (38—39), obwohl auch hier an einer Stelle (35—37) eine Abweichung bemerkbar ist. Der Umfang der Extremitäten (16—19) zeigt bei Galka und Herkules keinen Parallelismus, wie ein solcher auch im Umfang der Füße bei Mischka und den Halb- und Dreiviertelblut-Bisonkühen nicht bemerkt wird.

Was die Länge des Schweifes anbetrifft (26—27), so stimmen Herkules und Galka in dieser Hinsicht ganz miteinander überein, während Dunja sich von ihnen unterscheidet, wie dies aus der Kurve zu ersehen ist. Wie jedoch aus der Tabelle der Messungen ersichtlich ist, bezieht sich dieser Unterschied nur auf die Behaarung des Schweifes; die Länge des Schweifes von der Schweifwurzel bis zum letzten Schwanzwirbel ist dagegen bei allen 3 Tieren ziemlich übereinstimmend (länger als 70 cm, während bei den Kreuzungen zwischen Bison und Rind die Länge gegen 65 cm beträgt).

Man wird somit unter Berücksichtigung aller dieser Bemerkungen annehmen können, daß in dem mittleren und hinteren Teile des Diagramms (40—50) mit Ausnahme des Umfangs der Gliedmaßen (16—19) ein gewisser, wenn auch kein vollständiger Parallelismus bemerkbar ist. Ein viel krasserer Unterschied zwischen den Männchen und Weibchen ist im ersten Drittel des Diagramms, welches den Kopf und die Höhe des Rumpfes betrifft, zu bemerken.

Was die Elemente des Kopfes anbetrifft (7—14), so bemerkt man auf dem Diagramm eine Übereinstimmung der Kurven bei Galka und Dunja einerseits, und bei Herkules und Otboj andererseits, obwohl Otboj eine dreiviertelblütige Form darstellt. Man kann nicht unberücksichtigt lassen, daß die Kurve des Kopfes der Halbblut-Wisentkühe sehr an die Kurve der Halbblut-Bisonkühe Staraja und Podpalaja erinnert, was durch den Charakter der Kurve zwischen 11—13, einem nur den Weibchen eigenen Typus eines gleichschenkeligen Dreiecks, besonders auffallend wird.

Ein ähnlicher auffallender Parallelismus ist in dem die Kontur des Rückens charakterisierenden Teile (28—32) bei Galka und Dunja nicht

bemerkbar, obwohl eine gewisse Übereinstimmung in der Kurve der beiden sowie ein krasser Unterschied im Vergleich mit der Kurve des Herkules zugegeben werden muß.

Es muß hier bemerkt werden, daß die Kontur des Rückens der Galka im allgemeinen der Kontur einer von den Halbblut-Bisonkühen, und zwar der Staraja sehr ähnlich ist.

Somit ist hier, wie auch in der ersten Gruppe der Hybriden, in den Kurven der Weibchen (Galka und Dunja), trotz ihres Altersunterschiedes, ein ausgesprochener Parallelismus, dagegen ein viel geringerer Parallelismus zwischen ihnen und dem Männchen (Herkules) zu bemerken.

In der Mitte unseres Diagramms stehen die auf die trigenen Bastarde, zwischen Bison, Wisent und Rind, d. h. zu den von uns als Wisentbisonrinder benannten Formen, bezüglichen Kurven. Diese Kurven sind besonders interessant, da hier nur Männchen gemessen worden sind, wobei drei derselben (Bjelomordij, Petjka, Dubass) sowohl von väterlicher wie auch von mütterlicher Seite (Wisent A und Halbblut-Bisonkuh Staraja) leibliche Brüder sind und nur Martin von demselben Vater und der Podpalaja stammt. Jedoch sind diese Formen bedauerlicherweise am unvollständigsten gemessen worden, und ihre Kurven sind besonders unvollständig.

Was die Elemente des Kopfes der Wisentbisonrinder anbetrifft, so ist hier ein ausgesprochener Parallelismus für die Kurven des Bjelomordij, Dubass und Petjka bemerkbar (der Kopf Martins ist sehr unvollständig gemessen). Dabei hat die Kurve des Kopfes bei ihnen denselben Charakter wie bei Herkules und Otboj und zeigt eine starke Abweichung von den Kurven für die Köpfe Mischkas, der Halbblut-Bisonkühe und der Wisentkühe. Besonders deutlich ist dies wiederum in der Kurve zwischen den Messungen 11—13 bemerkbar. Die Voraussetzung, daß wir es hier mit einer vom Vater aller dieser Formen, einem Wisentstier, ererbten Eigentümlichkeit zu tun haben, bestätigte sich indessen nicht an der Kurve, die wir durch Messungen an einem Wisentschädel erhalten hatten.

Die Kontur des Rückens (28—32) ist im Diagramm nur bei Petjka und Martin vollständig wiedergegeben. Hier bemerkt man zwischen diesen beiden einen großen Unterschied. Es ist indessen unmöglich, einen ähnlichen Vergleich zwischen Petjka und Bjelomordij anzustellen, da die Kurve des letzteren unvollständig ist. Trotz der Unvollständigkeit der Kurve bemerkt man aber auch hier (28—29) eine Abweichung. Vielleicht ist der Unterschied in der Höhe des Körpers bei Petjka und

Martin durch die Verschiedenheit ihrer Mütter (Staraja und Podpalaja) bedingt, deren Kontur des Rückens beträchtliche Unterschiede aufweist.

Hiermit enden die Kurven von Martin und Dubass, wenn man einige durch große Lücken getrennte Messungen nicht berücksichtigt, so daß in der Folge nur ein Vergleich zwischen Bjelomordij und Petjka zu machen ist. Eine Übereinstimmung der Kurve dieser beiden Formen findet nur an einer Stelle statt, und zwar bei der Darstellung der Tiefe und Breite der Brust hinter den Schulterblättern (34—46). Die Breite des Beckens in den Hüften unterscheidet sich beim Bjelomordij, wenn die Messung richtig ist, bedeutend von dem entsprechenden Maße (48) Petjkas. Ein Parallelismus fehlt bei diesen Formen auch in bezug auf die Höhen in den Sitzbeinhöckern und Hüften (33—34) im Carpus und im Ellenbogen (38—36).

Ob dieses vom Altersunterschiede oder von einer tieferen Ursache, wie etwa einer Spaltung, abhängt, läßt sich aus unseren Daten nicht bestimmen.

Wenn wir die Kurven aller drei von uns untersuchten Gruppen miteinander vergleichen wollten, so könnten wir dies am bequemsten an den Kurven Mischkas, Herkules' und Petjkas ausführen. Diese Kurven sind am ausführlichsten dargestellt und repräsentieren Tiere gleichen Geschlechts, aber verschiedenen Alters. Wenn wir uns diesen drei Kurven zuwenden, so finden wir eine schon erwähnte Übereinstimmung der Elemente des Kopfes bei Petjka und Herkules und ihre Abweichung von den entsprechenden Elementen Mischkas. Die Kontur des Rückens (28—32) ist bei allen drei Hybriden recht eigentümlich und in dieser Hinsicht stehen Petjka und Herkules einander am nächsten. Die Höhe in den Sitzbeinhöckern und Hüften, die Tiefe und Breite der Brust hinter den Schulterblättern, die Breite des Beckens in den Hüften (32—48) stehen bei allen drei Formen einander sehr nahe. Dasselbe kann man in bezug auf die Höhe der Gliedmaßenabschnitte (38—39) mit Ausnahme der Messungen zwischen 35 und 37 sagen.

Der Umfang der Gliedmaßen (16—19) zeigt bei allen unseren Hybriden einige Eigentümlichkeiten, obwohl in dieser Hinsicht Herkules und Mischka einander am nächsten stehen. Im hinteren Abschnitte unseres Diagramms ist wieder ein bedeutender Parallelismus (43—25) zwischen Petjka und Herkules bemerkbar.

Es ist von Interesse, daß die Länge des Schweifes (26—27) bei Petjka und Mischka denselben Charakter aufweist wie bei den Kreuzungen zwischen Bison und Rind. Bedauerlicherweise gelang es uns nicht,

die Länge des Schweifes bei Bjelomordij, Dubass und Martin zu messen, aus den Photographien ist jedoch ersichtlich, daß wenigstens bei den beiden ersteren der Schweif denselben Charakter aufweist wie bei Petjka.

Somit besteht zwischen dem Wisentbisonrinde Petjka und dem Halbblut-Wisentstier Herkules eine größere Ähnlichkeit als zwischen diesem und dem Halbblut-Bison Mischka. Eine nicht geringe Bedeutung kommt dabei dem Umstande zu, daß Petjka und Herkules annähernd in einem Alter stehen, Mischka dagegen bedeutend älter ist und in der Jugend kastriert wurde. Dieser Umstand muß wohl berücksichtigt, darf aber nicht zu hoch angerechnet werden, da durch ihn allein die Abweichungen in den Elementen des Kopfes und im Abriß des Rückens unseres Erachtens nach noch nicht erklärt werden können.

Bei der Herstellung des Diagrammes I blieben die Messungen der Hörner (1—6) unberücksichtigt. Die Resultate dieser Messungen sind auf unserem Diagramm II angegeben. Bei der Anfertigung dieses Diagramms folgten wir mit einigen Abweichungen der Methode Liskuns. Die Konstruktion besteht im folgenden: messen und übertragen die Breite zwischen den Hörnern (Messung 3); aus ihren Endpunkten zieht man zwei Bogen, deren Radius der geraden Länge des Hornes (Messung 4) gleich ist, und auf diesen Bogen findet man die Punkte der Hörnerspitzen, da die Entfernung zwischen den Spitzen der Hörner (Messung 1) bekannt ist. Die Mittelpunkte der Hörner überträgt man nach der Messung 2 auf die Linie, welche den Perpendikular aus der Mitte der Linie zwischen Basis der Hörner bis zur Mitte der Linie, die die Spitzen der Hörner verbindet, gleichstellt. Endlich zieht man perpendicular zu der Linie zwischen Basis der Hörner aus ihren Enden herunter die Linien, welche dem Diameter des Hornes an seiner Basis gleich sind (Messung 6 auf drei geteilt), und bekommt so die proximalen Endpunkte der Hörner. Indem wir mit Hilfe des Kurvenlineals diese drei Punkte (proximaler Endpunkt, Mittelpunkt und Punkt der Hornesspitze) verbinden, bekommen wir die Linie der äußeren Krümmung des Hornes. In der Tat bildet der Diameter des Hornes an seiner Basis mit der Linie zwischen Basis der Hörner eine gewisse Stumpfecke, nicht die rechte Ecke, aber es kann keinen wesentlichen Einfluß auf die Linie der äußeren Krümmung des Hornes haben, nur verlängert sie sich ein wenig.

Wie aus der oben angeführten Tabelle zu ersehen ist, fehlt die für die Konstruktion der auf die Hörner bezüglichen Kurven sehr wichtige Messung 2 bei einer ganzen Reihe von Formen, und zwar bei

allen Weibchen, außer Dunja, und bei allen Wisentbisonrindern, außer Petjka. Deshalb mußten wir darauf verzichten, die Kurve der Hörnerkrümmung bei allen von uns gemessenen Formen abzubilden und uns damit begnügen, nur die Hörner derjenigen Tiere abzubilden, bei denen wir alle hierzu erforderlichen Messungen angestellt hatten. Wir konnten hierzu noch die Messungen von einem Wisentstier, einem Bisonstier,

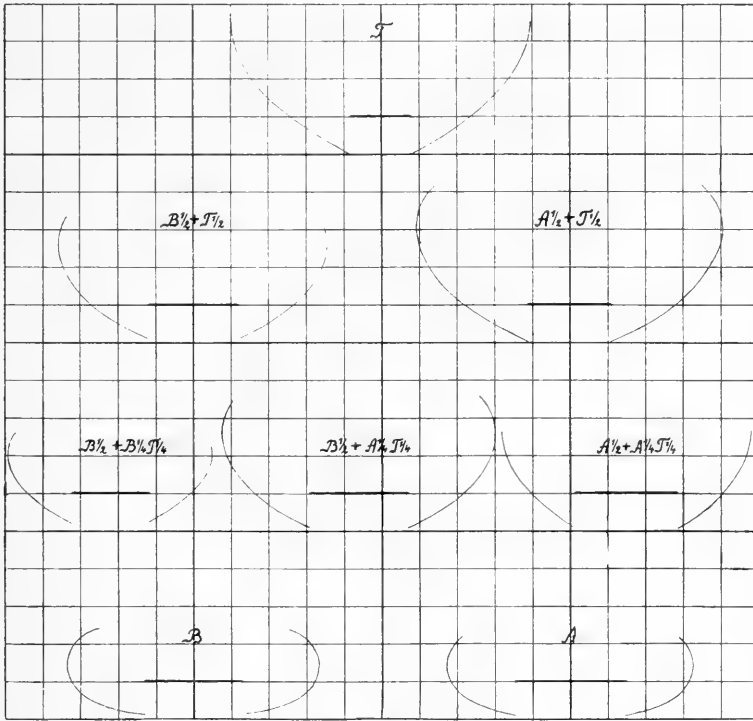


Diagramm II.

einem ukrainischen Stier und einem dreiviertelblütigen Bisonstier hinzufügen, deren Schädel bei Herrn F. E. Falz-Fein und in der Sammlung der Zootechnischen Station aufbewahrt wurden.

Unser Diagramm II zeigt die Breite zwischen der Basis der Hörner und die Linie der äußeren Krümmung der Hörner bei folgenden Formen (es sind ausschließlich Männchen berücksichtigt worden):

T—ukrainischer Stier (Schädelmessung),

B  $\frac{1}{2}$  + T  $\frac{1}{2}$ —Herkules,

- $A^{1/2} + T^{1/2}$ —Mischka,  
 $B^{1/2} + B^{1/4} T^{1/4}$ —Otboj,  
 $B^{1/2} + A^{1/4} T^{1/4}$ —Petjka,  
 $A^{1/2} + A^{1/4} T^{1/4}$ — $3/4$ blütiger Bison (Schädelmessung)  
 B—Wisentstier (Schädelmessung),  
 A—Bisonstier (Schädelmessung).

Wie aus dem Diagramm ersichtlich ist, zeigen alle diese Hybriden in bezug auf die Krümmung der Hörner untereinander und mit dem ukrainischen Stier eine gewisse Ähnlichkeit, unterscheiden sich dagegen scharf vom Wisent- und Bisonstier. Sogar bei den Formen mit  $3/4$  wildem Blut (Otboj, Petjka,  $3/4$ blütiger Bison) zeigen die Hörner den ausgeprägten ukrainischen Charakter der Großmutter und sind sehr verschieden von den steilgebogenen Hörnern des Vaters und Großvaters.

In den Hörnern vom Typus des Hausrindes besitzen wir ein sehr konstantes Merkmal, welches in den ersten zwei Generationen der Hybriden sogar bei den dreiviertelblütigen wilden Formen über die Hörner der Wisent- und Bisonstiere dominiert. Es wäre höchst interessant, zu verfolgen, ob nicht für dieses Merkmal späterhin eine Spaltung beobachtet wird, d. h. ob nicht unter den Nachkommen der halbblütigen Formen einzelne Exemplare mit Hörnern vom Typus der wilden Formen auftreten? Bedauerlicherweise können wir diese Frage nicht beantworten, da nicht die Hörner aller Formen gemessen worden sind.

Was die 4 männlichen Wisentbisonrinder anbetrifft, so sind ihre Hörner, nach den Photographien zu urteilen, annähernd von derselben Form wie bei Petjka. Bezüglich des einzigen Weibchens (der Lyssa) aus dieser Gruppe der Hybriden haben wir jedoch schon erwähnt, daß seine Hörner einen ausgesprochenen Wisentcharakter aufweisen. Unter den dreiviertelblütigen Wisenten zeigen die Hörner des Otboj den Charakter des Hausrindes, wobei sich die Hörner der Golubka indessen scharf von den Hörnern ihrer Mutter Galka unterscheiden und sich ebenfalls den Hörnern der reinen Wisentkühe nähern. Endlich besitzt das einzige Wisentbisonrind mit  $1/8$  Rinderblut, und zwar die Tschubataja, in ihren Hörnern vollständig den Charakter der Wisente, was jedoch auch ohne irgendwelche Spaltung vorkommen kann.

Wenn wir somit annehmen, daß die Hörner der Golubka und Lyssa sich von der allgemeinen Form der Hörner der Hybriden entfernen und der Form der wilden Voreltern nähern, so kann dies nur



durch eine Spaltung im Sinne Mendels erklärt werden. Wir müssen jedoch zwei Gründe anführen, welche uns veranlassen, in dieser Frage eine abwartende Stellung einzunehmen.

Erstens gehören diese beiden Formen dem weiblichen Geschlechte an, bei welchem der Typus der Hörner nicht so scharf ausgeprägt ist wie bei den Männchen, weshalb man hier leicht in einen Irrtum verfallen kann. Zweitens sind in dieser Frage genaue Messungen noch viel notwendiger als in anderen Fragen und ein subjektiver Eindruck sowie eine Photographie sind noch unzureichende Grundlagen. Deshalb wollen wir die Entscheidung dieser Frage bis zur Erlangung neuer Tatsachen aufschieben.

Da wir die Möglichkeit einer Spaltung unter unseren Hybriden erwähnt haben, so können wir einige mit dieser Frage zusammenhängende Tatsachen nicht übergehen. Dieselben beziehen sich wiederum auf die Gruppe der an Formen am reichlichsten vertretenen Wisentbisonrinder, bei denen man eine Spaltung von vornherein am ehesten erwarten könnte, wenn eine solche überhaupt vorliegt. Streng genommen bilden die Wisentbisonrinder ja die erste Generation trigener Bastarde, allein die Bisone und Wisente stehen einander so nahe, daß es kein allzu-großer Fehler sein wird, wenn wir die Wisentbisonrinder als eine zweite Generation von Bastarden zwischen *Bison* und *Bos taurus* oder als eine dreiviertelblütige Form ansehen werden. Da ihre Mütter heterozygot sind, so wiederholen wir, daß man unter ihnen eine Spaltung wohl erwarten kann.

Wenn wir uns der früher gegebenen Beschreibung des Äußeren dieser Bastarde zuwenden, so fällt hier der große Unterschied in der Entwicklung der Behaarung des Vorderkörpers bei dem Bjelomordij und dem Petjka in die Augen. Der bei ersterem besonders stark entwickelte Bart, der Haarschopf an der Unterbrust, und das dichte Haar am Halse sind bei Petjka schwächer entwickelt, wodurch er eine größere Ähnlichkeit mit einem Hausrind aufweist.

Daß es sich hier nicht um einen Altersunterschied handelt, ist aus dem allgemeinen Habitus des Dubass, eines jüngeren Bruders des Bjelomordij und des Petjka, ersichtlich, welcher ersterem mehr als letzterem ähnlich sieht. Martin, als Sohn einer anderen Mutter, weist einige Eigentümlichkeiten auf, erinnert aber dennoch eher an Petjka als an Bjelomordij und Dubass.

Es muß hier bemerkt werden, daß Bjelomordij und Petjka sich auch in ihrem Gebaren scharf voneinander unterscheiden. So gutmütig

Petjka ist und so sehr er an ein zutunliches Hausrind erinnert, um so wilder und oft nicht ungefährlich ist dagegen Bjelomordij. Petjka ist zwar unter künstlichen Bedingungen auferzogen worden, aber derselbe Umstand hat Herkules, Dubass und die anderen künstlich aufgezogenen Hybriden ihrer Wildheit nicht berauben können.

Somit spricht die Entwicklung des Haarkleides und der allgemeine Charakter der Wisentbisonrinder anscheinend für eine Spaltung in diesen Merkmalen. Hierher gehört auch der Unterschied in den Hörnern der Lyssa und ihrer Brüder und noch eine andere bei der Lyssa hervortretende Eigentümlichkeit.

Wir haben schon erwähnt, daß der Schweif, besonders seine Länge bis zum letzten Schwanzwirbel, bei den Kreuzungen zwischen Bison und Hausrind kürzer ist als bei einer Kreuzung zwischen Wisentstier und Hausrind, worin bei den ersteren ohne Zweifel ein dem Bison eigentümliches Merkmal zum Ausdruck gelangt. Petjka hat den Schweif des ersten Typus wie Mischka, und auch die übrigen männlichen Wisentbisonrinder teilen, soweit man nach den Photographien urteilen kann, dieses Merkmal mit ihm.

Bei Lyssa (vergl. Fig. 19) ist der Schweif länger (Wisenttypus) als bei der dreiviertelblütigen Wisentkuh Golubka, mit welcher sie in ihrem Bau überhaupt eine große Ähnlichkeit aufweist.

Vielleicht spricht dieses besondere Merkmal der Lyssa gleich ihren Hörnern für eine Spaltung der Eigenschaften, wobei indessen alle von uns angeführten Einwände auch hier ihre Geltung beibehalten.

Wir kommen somit zu der Überzeugung, daß bei den von uns beschriebenen Bastarden eine Andeutung auf eine mendelistische Vererbung wenigstens in einigen Merkmalen vorliegt. Es ist wohl möglich, daß wie bei einigen anderen Arthybriden nach neueren Angaben<sup>1)</sup> die mendelistische Vererbung mit einer konstant-intermediären Vererbung kombiniert ist. Wir sprechen aber nur von einer Möglichkeit und betrachten dieselbe noch lange nicht als erwiesen, wozu weitere von uns geplante Untersuchungen erforderlich sind.

---

<sup>1)</sup> Plate, Vererbungslehre 1913. — Federley, Das Verhalten der Chromosomen bei der Spermatogenese der Schmetterlinge *Pygaera anachoreta*, *curtula* und *pigra*, sowie einiger ihrer Bastarde. Z. ind. Abst.- u. Vererb.-Lehre IX, 1913. — Jesenko, Über Getreide-Speziesbastarde (Weizen-Roggen). Z. ind. Abst.- u. Vererb.-Lehre X, 1913.

Eine besondere Vorsicht ist bei der Lösung dieser Frage noch deshalb geboten, weil Walther<sup>1)</sup> noch vor kurzem auch beim Rinde die Anwesenheit transgressiver fluktuierender Faktoren (oder eine „unvollständige Dominanz“) nachgewiesen hat, welche einer Reihe allmählicher Übergänge einer Form zu einer anderen leicht den Charakter einer Spaltung verleihen kann. Wir haben keine Garantie dafür, daß dieselbe Erscheinung auch bei unseren Bastarden vor sich geht.

Wenn wir uns dabei der ersten Generation von Bastarden, d. h. den halbblütigen Formen zuwenden, so finden wir dort vielleicht sogar einige Anzeichen der Gegenwart dieses Typus der unvollständigen Dominanz oder der transgressiven fluktuierenden Faktoren. Wir haben gesehen (vergl. Mischka und Staraja, Staraja und Podpalaja), daß bei Halbblut-Bisonen männlichen und weiblichen Geschlechts sowohl die Farbe wie auch die Größe des Buckels in gewissen Grenzen variiert. Dasselbe gilt auch für die Farbe der Halbblut-Wisentkühe (Galka und Dunja). Wenn wir es hier aber wirklich mit einer solchen unvollständigen Dominanz zu tun haben (was a priori auch in Fällen einer konstant-intermediären Vererbung vorkommen kann), so wird die Lösung der Frage nach dem Vorhandensein oder dem Nichtvorhandensein einer Spaltung besonders schwierig.

Wir wollen hier bemerken, daß eine Spaltung bei Bastarden von Zebu und Hausrind bereits von Nabours<sup>2)</sup> beschrieben worden ist.

Diese zwei Arten stehen einander jedoch viel näher als der Bison und der Wisent dem Hausrind, da die Kreuzungen zwischen *Bos indicus* und *Bos taurus* durchaus fruchtbar sind<sup>3)</sup>. Übrigens werden auch die Angaben Nabours' über die Spaltung in letzter Zeit von Cook<sup>4)</sup> einer strengen Kritik unterworfen.

---

<sup>1)</sup> Walther, Die Vererbung unpigmentierter Haare und Hautstellen bei Rind und Pferd als Beispiele transgressiver fluktuierender Faktoren. Z. ind. Abst.- u. Vererb.-Lehre X, 1913.

<sup>2)</sup> Nabours, Evidence of alternative inheritance in the  $F_2$  generation from crosses of *Bos indicus* on *Bos taurus*. Amer. Natural. 46, 1912.

<sup>3)</sup> Nathusius, Die Züchtung mit Buckelrindern (*Bos indicus*) aus Indien und Afrika. — Kühns Archiv I, 1911.

<sup>4)</sup> Cook, Mendelism and interspecific hybrids. Amer. Natural. 47, 1913.

Späterhin gedenken wir uns mit dem eingehenderen Studium der Schädel und Skelette einiger Bastarde ( $\frac{3}{4}$ blütiger Bison, Herkules, Selifon, der jetzt auch gestorben ist) zu beschäftigen. Da die Zahl solcher Formen bei F. E. Falz-Fein beständig im Wachsen begriffen ist, so werden wir wahrscheinlich so wie so gezwungen sein, eine Reihe von Ergänzungen zu diesem ersten Versuche ihrer Beschreibung zu veröffentlichen.

St. Petersburg, im Dezember 1913.

---

# Studies of Teratological Phenomena in their Relation to Evolution and the Problems of Heredity.

## II. The Nature, Causes, Distribution, and Inheritance of Fasciation with Special Reference to its Occurrence in *Nicotiana*<sup>1)</sup>.

By **Orland E. White,**

Brooklyn Botanic Garden, Brooklyn, N. Y., U. S. A.

(Eingegangen 1. Juli 1914.)

### Contents.

A. Introduction . . . . .	p.	50
B. Definition, occurrence, and distribution . . . . .	"	51
C. Classification . . . . .	"	56
1. Morphological . . . . .	"	57
a) Morphological theories . . . . .	"	62
2. Physiological . . . . .	"	63
a) General considerations . . . . .	"	63
b) Inherited (germinal) form of fasciation . . . . .	"	68
c) Uninherited (somatic) form of fasciation . . . . .	"	70
D. Discussion and summary of Parts B and C . . . . .	"	75
E. Review of Mendelian studies . . . . .	"	78
1. <i>Pisum</i> . . . . .	"	78
2. <i>Zea mays</i> . . . . .	"	79
F. Special study of fasciation in <i>Nicotiana</i> . . . . .	"	82
1. Problems . . . . .	"	82
2. Materials and methods . . . . .	"	82
a) Description of species and varieties used in the investigation . . . . .	"	83
b) Number of plants grown . . . . .	"	94
c) Methods . . . . .	"	94

---

<sup>1)</sup> Contribution from the Laboratory of Genetics, Bussey Institution of Harvard University. Brooklyn Botanic Garden Contributions, No. 11.

3. Fasciation and environment . . . . .	"	95
4. Fasciation and selection . . . . .	"	100
5. Fasciation and hybridization . . . . .	"	103
a) Fasciation $\times$ normal . . . . .	"	103
b) Fasciation $\times$ calycanthemy . . . . .	"	114
6. Summary and conclusions . . . . .	"	119
G. General discussion, showing the bearing of these data on certain general problems of heredity and evolution . . . . .	"	128
Table 1—26 . . . . .	"	135

## A. Introduction.

The present paper is the outcome of an extended series of studies on the phenomenon of fasciation in plants. The first part consists largely of compiled date on its occurrence and classification, together with a review of the researches of de Vries on this anomaly. In the second part, I have described in some detail, a series of hybridization experiments, in which a mutant variety of *Nicotiana tabacum* breeding true to fasciation was crossed with several distinct normal varieties of this same species, as well as with several strains belonging to markedly distinct species. In the course of this account, I have tried so show the necessity of dispensing with the latent character conception of the morphologists and of being more precise in our use of terms. Particular emphasis has been laid upon the fact that a character always is the result of both internal and external factors and hence non-existent as a continuous entity in the germ-plasm of two or more successive generations of organisms. Characters are either present or absent and never latent. Characters morphologically indistinguishable, and present in the same species of organism, may be entirely unrelated when viewed from the standpoint of cause. Such facts have a very important bearing on the numerous morphological studies of evolution which the last half century has brought forth. Many of the morphological studies concerning the origin and relation of various plant and animal groups must be reinvestigated from this standpoint before the final word as to their place in the evolutionary scale can be said, for it is obvious that a plant with a character caused by a combination of a certain protoplasmic material with a certain environment is not necessarily even remotely related to an organism with the same character produced by a different kind of protoplasmic material in a different or perhaps even the same environmental medium.

The character of my material has made possible a tabular presentation of data which will give one an unprejudiced picture of the actual results from a study of the inheritance of fasciation. The meristic nature of this character makes such results as I have obtained more nearly free from the personal element than those involving studies such characters as colors. Further studies of this particular character are in progress<sup>1</sup>).

The major portion of this investigation was carried on under the direction of Prof. E. M. East, to whom much credit is due, for helpful criticism and encouragement. I wish also to express my appreciation for the helpful suggestions and criticisms given me by other members of the biological faculty of Harvard, and to Director J. H. Maiden, of the Sydney Botanic Gardens for the compilation of data on the occurrence of fasciation in Australia. I have drawn on the papers of several investigators for text illustrations and for these I have given proper credit in connection with the legends.

## **B. Definition, occurrence and distribution.**

Fasciation, as commonly defined, is a flattened, strapped-shaped or ribbon-like expansion of the main axis or axillary organs of a plant; at the base it is generally cylindrical, at the apex, combed (truncate), or diffusely branched in "witch-broom" fashion. Its presence in a plant may alter the arrangement of both foliar and floral leaves, and increase their number. Under classification, detailed information concerning both morphological and physiological aspects of this anomaly are given.

Taxonomically, fasciation is a very widely distributed anomaly, largely confined it would seem to the vascular plants, as I have been unable to find records of typical cases occurring in the lower groups. Hus (1908, p. 83) cites its presence in fungi, but gives no descriptions or references to where such data may be found. More or less typical fasciations have been recorded from 102 of the 290 families into which Engler (1909) divides the living vascular plants. These 102 families are listed in alphabetical order in Table A. According to this table, less than two fifths of the total number of families have contained

---

<sup>1</sup>) The greater part of this study was presented in 1913, in partial fulfillment of the thesis requirement for the degree of doctor of science of the Bussey Institution of Harvard University.

fasciated individuals. In a consideration of the potential ability of all plants to become fasciated, this fact is only negative, and hence largely valueless evidence. Table A is necessarily incomplete. Owing to the

Table A. List of plant families from which fasciated individuals have been recorded.

<i>Acanthaceae</i>	<i>Combretaceae</i>	<i>Lauraceae</i>	<i>Primulaceae</i>
<i>Aceraceae</i>	<i>Compositae</i>	<i>Leguminosae</i>	<i>Ranunculaceae</i>
<i>Aizoaceae</i>	<i>Convolvulaceae</i>	<i>Liliaceae</i>	<i>Resedaceae</i>
<i>Amarantaceae</i>	<i>Cornaceae</i>	<i>Linaceae</i>	<i>Rhamnaceae</i>
<i>Amaryllidaceae</i>	<i>Crassulaceae</i>	<i>Loranthaceae</i>	<i>Rosaceae</i>
<i>Anacardiaceae</i>	<i>Cruciferae</i>	<i>Lycopodiaceae</i>	<i>Rutaceae</i>
<i>Anonaceae</i>	<i>Cucurbitaceae</i>	<i>Lythraceae</i>	<i>Salicaceae</i>
<i>Apocynaceae</i>	<i>Cyatheaceae</i>	<i>Malvaceae</i>	<i>Sapindaceae</i>
<i>Aquifoliaceae</i>	<i>Dioscoreaceae</i>	<i>Meliaceae</i>	<i>Sapotaceae</i>
<i>Araceae</i>	<i>Dipsacaceae</i>	<i>Moraceae</i>	<i>Saxifragaceae</i>
<i>Araliaceae</i>	<i>Droseraceae</i>	<i>Myrtaceae</i>	<i>Scrophulariaceae</i>
<i>Asclepiadaceae</i>	<i>Epacridaceae</i>	<i>Oenotheraceae</i>	<i>Simarubaceae</i>
<i>Berberidaceae</i>	<i>Equisetaceae</i>	<i>Oleaceae</i>	<i>Solanaceae</i>
<i>Betulaceae</i>	<i>Ericaceae</i>	<i>Orchidaceae</i>	<i>Sterculiaceae</i>
<i>Bignoniaceae</i>	<i>Euphorbiaceae</i>	<i>Orobanchaceae</i>	<i>Tamaricaceae</i>
<i>Borraginaceae</i>	<i>Fagaceae</i>	<i>Oxalidaceae</i>	<i>Taxaceae</i>
<i>Bromeliaceae</i>	<i>Gentianaceae</i>	<i>Palmae</i>	<i>Thymelacaceae</i>
<i>Cactaceae</i>	<i>Geraniaceae</i>	<i>Papaveraceae</i>	<i>Tiliaceae</i>
<i>Campanulaceae</i>	<i>Gesneraceae</i>	<i>Phytolaccaceae</i>	<i>Umbelliferae</i>
<i>Capparidaceae</i>	<i>Goodeniaceae</i>	<i>Pinaceae</i>	<i>Ulmaceae</i>
<i>Caprifoliaceae</i>	<i>Gramineae</i>	<i>Piperaceae</i>	<i>Valerianaceae</i>
<i>Caryophyllaceae</i>	<i>Guttiferae</i>	<i>Plantaginaceae</i>	<i>Verbenaceae</i>
<i>Casuarinaceae</i>	<i>Haemodoraceae</i>	<i>Plumbaginaceae</i>	<i>Violaceae</i>
<i>Celastraceae</i>	<i>Halorrhagaceae</i>	<i>Polemoniaceae</i>	<i>Vitaceae</i>
<i>Chenopodiaceae</i>	<i>Iridaceae</i>	<i>Polypodiaceae</i>	
<i>Clethraceae</i>	<i>Labiatae</i>	<i>Polygonaceae</i>	

scattered nature of the literature on the subject, records which would add other families to the fasciated column probably have been overlooked. One must also remember that many families are small, inconspicuous and limited in their distribution, facts which would often make them inaccessible to observers. From my own studies, I would conclude that there is no evidence for believing that the individuals of any particular family may always be exempt from fasciation, but on the contrary, it would seem reasonable to adopt the view that all vascular plants under the "right" conditions may become fasciated. Sorauer (1906, p. 334) practically holds this opinion, while de Vries (1910; 2, p. 502) believes



the character to be entirely absent from some plant "groups", but present in the individuals of the majority of them in a latent or inactive condition. Moquin-Tandon and Godron (1871—72) state it to be more common in dicotyledons than in monocotyledons, and several present-day students, including de Vries, have expressed the same opinion. Differences exist between the various families, genera and species as to the frequency with which their members become fasciated. According to Masters (1869, p. 20) the anomalous character is especially common in certain species of *Delphinium*, *Cheiranthus*, *Matthiola*, *Brassica*, *Cichorium*, *Campanula*, *Euphorbia*, *Celosia*, *Fraxinus* and *Fritillaria*. Records of its occurrence in the *Oenotheraceae* and *Compositae* are extremely numerous. These data, however, as I hope to show later, are not to be taken as evidence that under the "right"<sup>1)</sup> conditions, any one species is more capable of producing fasciations than is any other.

Examples of this anomaly have been recorded from trees, shrubs, vines, and herbaceous plants. In the first two divisions, the branches are most frequently fasciated; in the latter, the main stem is usually altered. Annuals, biennials and perennials are subject to the monstrous condition. De Vries secured the best developed examples in biennials, such as *Crepis* (see Fig. 5), but among annuals, *Celosia cristata*, when cultivated properly, produces magnificent specimens.

Halophytic and hydrophytic environments do not seem favorable to the production of fasciations, as I can find no evidence of such plants in species characteristically growing under these conditions. Xerophytic surroundings do not inhibit the creation of this class of anomaly, as is shown by the frequency of its appearance in the hedge cactus, *Cereus marginatus* (Starr 1899) of the dry Mexican plateau, and in the desert loving genera *Cereus* and *Epiphyllum*.

*Celosia cristata* does not lose its prominently combed inflorescence under artificial drouth conditions. *Sedum* is characteristically a xerophytic genus, but a well known fasciated variety of *Sedum cristata* has existed in Europe for two centuries. *Nicotiana tabacum fasciata* still retains its flattened stem when grown in dry, impoverished soil. Fasciated plants may be produced in xerophytic species and persist under such conditions, but an environment of this sort is not favorable

---

<sup>1)</sup> "Right" conditions may signify many different sorts of environment, as environment favorable for the production of fasciation in one species may prove altogether unfavorable in the case of other species.

to their maximum development. Among mesophytes, the anomaly is common and in this type of plant attains its greatest degree of expression.

Geographically, fasciation may be said to be known from almost every botanically explored region of the torrid and temperate zones. The largest number of records, as one would expect, refer to examples in old settled countries, but these are by no means the most interesting. *Phyllocladus glauca* often produces fasciated male cones. New Zealand's especially beautiful tree-fern, *Hemitelis smithii* has been recorded as fasciated. A marvellous specimen of *Araucaria cunninghamii* Ait., 79.3 dm. high, about 18 years old and possessing huge combed-branches is pictured in "Pines of Australia" ([R. T. Baker & H. G. Smith 1909] See Fig. 1).

#### Frequency of fasciation in wild and cultivated plants compared.

The data on the occurrence of fasciation do not appear to support the commonly accepted notion that teratological variation originate more frequently under artificial conditions than in nature. This anomaly has been recorded many times in wild plants.

According to de Vries (1894, 1906) wild fasciated plants of *Crepis biennis*, *Aster tripolium*, *Geranium molle*, *Taraxacum officinale*, *Oenothera Lamareckiana*, *Raphanus raphanistrum* and *Pedicularis palustris* are common in Holland. Hus (1908) mentions the frequency of fasciation in *Erigeron canadensis*. Often it takes on the character of a disease, and sweeps over a locality, affecting only plants of certain species. Instances of this kind have been recorded in connection with *Rudbeckia hirta*, *Ranunculus bulbosus*, *Taraxacum officinale* and *Lepachys columnaris*. Conrad (1901) in the first case reports the occurrence of fasciated *Rudbeckia* plants by the hundreds in a field near Hainesport, N. J. in 1899. A similar outbreak occurred in *Ranunculus* in a meadow near Haddonfield, N. J. in 1893. Mr. C. T. Brues informs me that several years ago he noticed large numbers of plants of *Lepachys* in the fields around Austin, Texas, were affected. Dandelions (*T. officinale*) are often fasciated, both in wild and man-made environments. Sometimes they are numerous, 20 or more plants being noted by M. Brévière (1881), near the village of Saint-Saulge, France; in other cases, only two or three individuals have been found.

There are only a few of the large number of observations on fasciation in wild plants that might be cited, but they are believed sufficient to indicate the especial frequency of its appearance in nature. A com-

plete list would probably contain examples, in some cases by the dozen, from very nearly all the families listed in Table A.

On the other hand, records of the anomaly in cultivated plants, though more numerous, afford no proof that it *originates* more often in

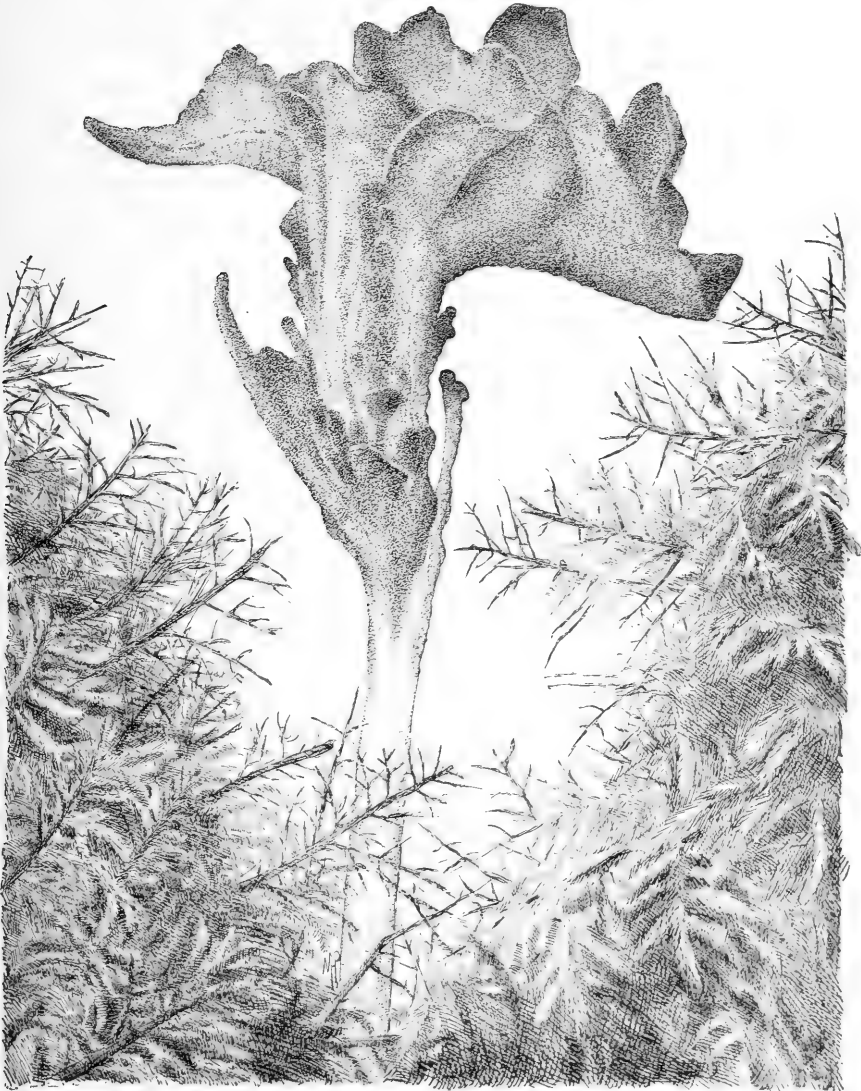


Fig. 1. Fasciated tree of *Araucaria cunninghamii*, Ait.  
(Drawn from a photograph after Baker and Smith.)

domesticated races than in wild forms. This statement is based on the following facts: First, cultivated plants are much more accessible to observation than those in nature, and secondly, when the hereditary form of this variation occurs, it is more likely to be perpetuated, both as a homozygote and heterozygote, than were it subject to natural selection. In view of these facts, the more frequent appearance of the anomaly in cultivated plants may be erroneously credited to repeated origin, when it is only a case of hereditary transmission (see Emerson 1912b).

Among field crops such as sugar beets, corn, peas, sweet potatoes and pine-apples, fasciations are often extremely numerous. These anomalous individuals are commonly found growing beside the normal plants in the same field and under apparently the same environment. Blodgett (1905) reports a case of a field of peas (*Pisum sativum*) where not over 10 per cent of the vines were unfasciated. Conard (1901) finds the sweet potato so commonly fasciated in all parts of the United-States where it is an important crop, that he concludes it to be a hereditary phenomenon. M. T. Cook (1906) mentions a variety of pine-apple ("Smooth cayenne") which gives over 25 per cent abnormal fruits of a fasciated nature. Other pine-apple varieties such as „Puerto Rico" also produce fasciated fruits, but not in large numbers. Sugar beet plantations and cornfields both yield a plentiful supply of fasciated material, the former of the stem, the latter of the female inflorescence (ear). I doubt if there is any corn-grower who has not observed these occasional flattened ears in his field. East, Hayes and Emerson have each isolated pure strains of such plants. Recently I have observed fifty or sixty extremely fine examples of fasciation among a couple of hundred hybrid *Rosa Wichuraiana* plants planted along a Boston parkway. Other species of cultivated plants in which the anomaly is common are *Lilium speciosum album corymbiflorum*, *Evonymus japonica*, *Rubus* sp., *Tetragona expansa*, *Helianthus annuus*, *Cucurbita melo* (all de Vries); *Cotoneaster macrophylla* (Worsdell, 1905); *Prunus* sp. (Maiden, 1913, White, 1912).

### C. Classification.

Variation may be viewed from two angles; the strictly morphological, which takes into consideration external form, color, anatomical structure, and other physical features, or the physiological, which

involves a study of the conditions necessary to produce the character, its transmission from generation to generation through seed, its vegetative propagation and the factors favorable to its minimum and optimum development.

### 1. Morphological.

Fasciations, on the basis of changes which they bring about in the external form of the stem, may be divided into linear (the ordinary form), bifurcated, multi-radiate and ring categories.

The first is the commonest type, the second has been observed by de Vries to be a variation of the first, and often associated with it. The third is also a variation of the first, in which the inflorescence or affected structure separates at the apex into three or more short branches. De Vries (M. T. 2: 497—8, 1910) figures this type for *Amaranthus speciosus*. Quadri-radiate fasciations have been found by the same investigator in *Digitalis lutea* and *Celosia cristata*, in the case of the latter on a branched individual. Tri-radiate fasciated heads are common in the *Compositae*.

Ring fasciations are quite distinct morphologically from the other forms and are not very common. Typical cases are found in the hereditary fasciated race of peas. *Pisum sativum umbellatum* and not uncommonly in *Veronica longifolia* and *Taraxacum officinale*. In *Veronica*, according to de Vries, they are less than a centimeter long, while in *Peperomia maculosa* (M. T. 2, p. 496, 1910), they are sometimes a decimeter in length. Typical ring fasciation differs from the ordinary linear form in that the main axis becomes distended into a funnel-shaped structure, with the inner cavity somewhat freely exposed to the atmosphere. De Vries calls these annular fasciations because the vegetative cone is transformed into annular wall. I have observed a case or two comparable to ring fasciations in *Nicotiana*. In *Pisum*, the character is strictly hereditary, my statement being based on the observation of over 300 plants grown in 1912. This type of fasciation appears to be common in legumes, as it is also the form described by Blodgett (1905) for *Pisum*. De Vries is inclined to separate it from the ordinary type because of its morphological and anatomical peculiarities, but Knox (1908) says all the various forms are related to each other, the difference being morphological, not physiological. Possibly the dissimilarities in anatomical structure in some species and genera bring about the distinctive character of the ring type, at least in those species where

it occurs as the usual type form as would appear to be true in certain legumes.

According to an earlier, but somewhat more detailed system of classification (Godron 1871—72), fasciations were grouped on the basis of the special part of the plant which they altered. In some fasciated plants, the inflorescence is often entirely inhibited (e. g. *Oenothera biennis* L.), while in others no modification of this structure may take place. In this manner, Godron sorted out six different morphological types. Recent physiological studies on this anomaly have shown, however, that all of these types may occur within the same species or even on the same plant.



Fig. 2. Fasciated potato (Photographed from an drawing in the Gardener's Chronicle).

In order to understand thoroughly the nature of the changes caused through fasciation, a somewhat detailed description of the monstrous variations produced in the different plant organs is necessary. Those structures which call for special attention are roots, underground stems, main stems, branches, leaves, inflorescence, flowers, fruit, and incidently, seedlings.

Roots. Braun (Worsdell, 1905) described fan-shaped aerial roots in the cactus, *Epiphyllum hookeri*. J. C. Costerus and J. J. Smith, Jr. (1896) mention the same anomaly in *Saccolabium blumei* (Orchidaceae). Other orchids in which anomalous roots have been observed, are *Aërides crispum* and *Phalaenopsis schilleriana* (Gard. Chron. 1874, p. 703) (Fig. 2). In the former, the roots are usually contracted into flattened masses, irregularly plaited, and give rise to contorted ramifications.

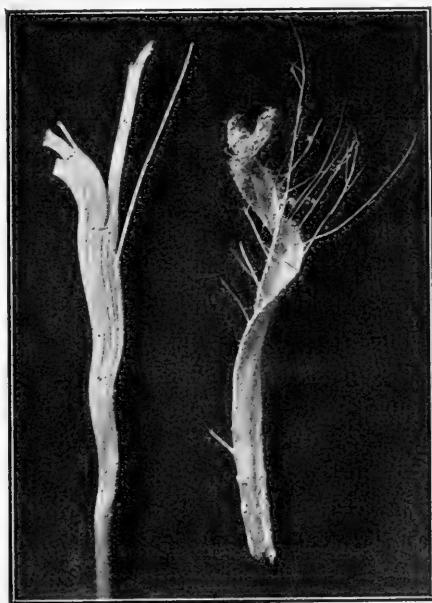
Underground stems. Fasciations of these structures occur in *Spiraea sorbifolia* (de Vries, M. T. 2, 1910, p. 505), *Solanum tuberosum* (Gard. Chron. 1885, pp. 80—81) and *Oxalis crenata* "Oka" (Hus, 1906). In the latter case the tubers transmitted the character.

Main stem. This is the plant structure most commonly altered by fasciation. The variation in form this takes has been adequately described in the preceding pages and in a former paper (White 1913).

A more detailed account of the linear type as it occurs in *Nicotiana* is given under "materials" in the part devoted to a special study of *Nicotiana tabacum fasciata*. Often the main stem is the only organ altered, and the degree of this alteration in plants of the same pure line<sup>1)</sup> may vary from a perfectly normal to an extremely abnormal condition. De Vries states this variability to be true of all of his "eversporting" fasciated races. "Ring" and "linear" are the two main morphological types, but probably "witch-brooms" should also be classed as a form. Very generally (and this is true especially of fasciation in woody plants) the surface of the stem is striated by the prominence of woody fibers (Fig. 3). Fasciated branches or main stems, owing to more rapid growth on one side than on the other, are not infrequently curved, presenting an appearance that may be likened to a shepherd's crook.

Branches. Branches may remain unfasciated, even though it is expressed in the main axis. In *Pisum* and *Rubus*, both are altered; in *Nicotiana*, egnerally only the latter. In cases representing Godron's fourth class, a small branch may be the only part of the plant affected. Examples of this kind are common in trees and large shrubs.

Leaves. Leaves are usually modified by the presence of fasciation only through their relation to the main axis. Changes in number and position are common, changes in size and shape uncommon. Alterations in number and position are exceedingly irregular in character



(a)

(b)

Fig. 3.

(a) Fasciated branch of *Acer rubrum*.(b) Fasciated stem of *Erigeron canadensis*.

<sup>1)</sup> The term "pure line" as used in this paper refers to the descendants of a single self-fertilized ancestral plant, and does not refer in any way to the degree of homozygosity of this descendant population.

as illustrated by *Nicotiana tabacum fasciata*, in which the phyllotaxy is distorted and the number of leaves in extreme cases is increased from the normal 24 to 160, the fluctuating arc for the fasciated race being from 28 to 160. Occasionally fasciated plants of *Nicotiana* produce from the same point on the stem, two leaves, which have the appearance of resulting from a post-genital fusion. J. C. Costerus and J. J. Smith (1896) describe a fasciated plant of *Hymenocallis senegambia* which produced all gradations between single normal leaves, partly fused leaves, and two independent leaves attached to the same point on the main axis. The leaves on fasciated stems may be smaller than those of normal stems, if there has been a very great increase in number. In clovers and other pinnately-leaved plants, the presence of the anomaly may increase the number of pinnae (Kajanus 1912).

**Inflorescence.** Fasciation may express itself in this organ of the plant by greatly increasing the number of flower-bearing twigs or by suppressing the production of flowers altogether. In the former case, if the twigs (pedicles or peduncles) remain unfused, a "witch-broom" effect is produced, such as occurs in *Erigeron*, *Nicotiana*, and some plumose types of *Celosia cristata*. When the floral twigs are shortened, and the main floral axis is broadened out into a fan-shaped, truncate structure, a "combed" type is produced such as is found in the dwarf races of cockscomb and in *Phyllocladus glauca*. All gradations exist between these two main types of inflorescence. In either type, bifurcated and multi-radiate crowns may occur. Inflorescences have also been observed in which the anomaly expresses itself very slightly, perhaps only in the "apparent" fusion of two or more of the terminal pedicles.

**Flowers.** Flowers borne upon fasciated stems are usually, although not necessarily, altered in structure, as is evidenced by the normal floral organs of *Pisum s. umbellatum*. Alterations commonly take the form of a repetition of parts that may extend even to the locules of the anthers, in linear arrangement of parts, and in hypertrophy and atrophy. In the first case (polyphyly) repetitions may occur that include any one or any combination of the four whorls of organs. The lowest whorl (calyx) is most likely to be modified, and the likelihood of alteration of the other three follows in the order of their axial attachment. There is, however, no close correlation between the increase in number of parts in the separate whorls, as far as I was able to observe in *Nicotiana*. The repetition in *Geranium molle fasciatum* de Vries, is said to represent a series of duplication of whorls, the



normal flower being 5-parted, the abnormal having approximately 10, 15 and 20 lobes. Such a series is not present in *Nicotiana*, irregularity in number being characteristic of all increases in the number of parts to its whorls.

Alterations in flowers expressed in a linear manner or as a single plane are usually confined to the gynoecium. The other whorls generally retain their normal shape, unless rendered impossible through changes in the form of the gynoecium.

Hypertrophy and atrophy are commonly present. The former expresses itself as an increase in size relations, the latter as abortions

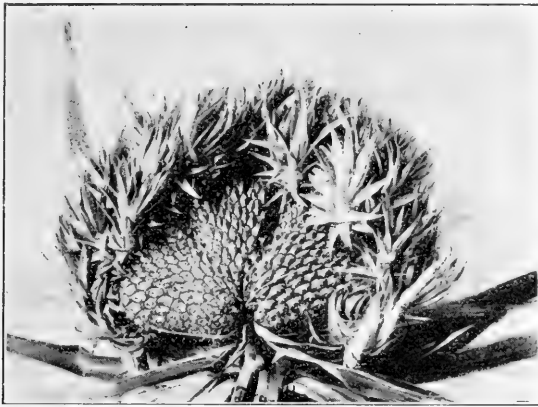


Fig. 4. Fasciated pineapple fruit with 71 crowns.  
(After M. T. Cook.)

of organs. Atrophy associated with fasciation frequently takes the form of abortion of gynoecial and androecial (contabescence of anthers) structures, producing either partial or complete structural and functional sterility.

Many minor alterations in the character of each whorl may be associated with fasciation. Petalody of sepala (calycanthemy) and stamens, pistillody of stamens, adhesion and cohesion of the different floral organs, synanthly, syncarpy, and dialysis are somewhat common attendant phenomena. One may rightly infer from the preceding account that in the floral organs, the expression of this anomalous character very often reaches its maximum, and produces its greatest alterations.

Fruits. The term "fruits" is used in a general sense and not in its strictly technical meaning. The seed capsules of *Nicotiana t. fasciata* are frequently distorted, hypertrophied and atrophied structures, always having an increased number of locules. Pasciated medlar fruits (Owen 1885) have been recorded which are curved like a ram's horn and possess 40 instead of 5 calyx teeth. Perhaps the most striking example of the effect of fasciation on fruits, may be found in certain varieties of the pine-apple, *Ananas sativus*. The "pine-apple" of course is a multiple fruit, in reality a mature inflorescence, so that properly, this example should be described as fasciation of the inflorescence. Cook (1906) describes the following variations of the anomalous pine-apple fruits: fruits with 2 separate crowns, with two united crowns, with 3, 4, 5, 6, 7, 8, 13 separate and compound crowns; flattened fanshaped compound fruits enlarged by a more or less continuous series of crowns. A specimen of the latter character, weighing 18 pounds, and containing 71 crowns, was observed (Fig. 4). Conard (1901) mentions the occurrence of large fasciated fruits on the commercial variety of strawberry "Clyde".

Seedlings. Seedlings of fasciated dicotyledonous plants not infrequently possess more than the normal pair of cotyledons, but even in such hereditary races of the anomaly as *Nicotiana tabacum fasciata* and *Celosia cristata*, the great majority of the young plants are normal.

#### a) Morphological theories.

Two theories regarding the morphological nature of the fasciated organs have been advocated, each by a famous botanist. Moquin-Tandon holds that fasciation is the result of the flattening (enlargement) of a single growing point. Linné, on the other hand, held it to be the result of an increase in number of buds that, owing to their crowded quarters, subsequently fused. A discussion of the arguments for and against each theory is given in Masters' Vegetable Teratology (1869), Masters himself, concludes in favor of the opinion advanced by Linné. Recent investigators on the anatomical structure of fasciations are inclined to agree with Moquin-Tandon, as the internal vascular structure does not appear to uphold the "concrecence theory" of Linné. Compton (1911) on the basis of detailed investigation of ring fasciation in *Pisum s. umbellatum* concludes the anomaly to be the enlargement of a single growing point; although he advances a suggestion which

would explain the manner in which the peculiar anatomical features could be produced through the fusion of several normal stems.

Knox (1908) from an investigation of the anatomical features of fasciated *Oenotheras* also concludes in favor of Moquin-Tandon's deduction. She finds no evidence of fusion of stems in the growing region and calls attention to the fact that ring fasciations may break on the side and develop the linear type. According to this author all types are the result of the enlargement of a single growing point.

Church (1905) and Worsdell (1905) favor a very modified form of the conerescence theory of Linné. Worsdell believes fasciation to be the result of a compromise between two inherent ancestral tendencies, and rarely a case of real mechanical fusion in the Linnean sense. Two opposed forces are operating in the organism, — one inducing integrity, the other producing plurality of parts. Fasciation in higher plants is a reversion to the ancestral branching character of the lower plants, such as lycopods, ferns and algae. In other words, this anomalous character in a morphological sense is a case of the congenital fusion of an unusual number of branches. The reason advanced to account for the fusion in one plane is the ancestral or primitive branching character, — algae, ferns, etc. being said to branch primarily in a single direction<sup>1</sup>). In this sense, Worsdell's hypothesis of congenital fusion and increase in number of parts is a modification of the "conerescence" theory.

The morphological aspect is mainly descriptive and gives but little insight into the real or perhaps more fundamental nature of fasciation. On the other hand, physiological investigation, though increasing the complexity of the problems involved in a study of fasciation, gives at least deeper descriptive knowledge of its nature and the causes which produce it.

## 2. Physiological.

### a) General considerations.

Variations of any kind, from the standpoint of physiology, may be placed for all practical purposes into two main categories, those inherited (germinal) and those uninherited (somatic). This statement

---

<sup>1</sup>) Braun as far back as 1859, advanced a somewhat similar view (see Roy. Soc. Publ., London).

implies that such a classification is very simple, which is very far from the case as the following pages will abundantly testify. Characters, as we have come to use the term, are definite morphological realities. We divide a plant or animal up into parts, more or less arbitrarily, using function, origin, form, or some other criterion as a basis, depending on the special phase of biology in which one is most interested. A horn, a pattern, an organ, become, through continuous familiarity with this thought, absolutely definite entities, entirely separated, in our minds, from the remainder of the organism. In this way, we come to think of the brown eye in man, not as two or more separate character-entities, but as one distinctive character, whereas from the standpoint of genetics, the color and the remainder of the eye must be considered separately. As systematists, it becomes hard for us to adopt the physiologist's or perhaps the chemist's basis of classification, founded as it is upon experimental evidence, the methods and nature of which we find rather strange. We are prone to think of the inheritance of characters as though they were actually handed on from cell generation to cell generation, a conception very foreign to fact, for the character is the combined expression of a bit of protoplasm and a specific environment.

In dividing characters into hereditary and non-hereditary classes, I realize I am adopting an arbitrary classification which represents but a part of the whole truth. But it represents that phase of the question in which I am most interested in a clear manner. As I understand the term, heredity simply implies that a given material under a given specific condition or environment presents certain physical phenomena which we describe as characters. We start with a standard material, and if other material under the same conditions does not present this character phenomena, we hold it to be absent, but if under other conditions it can be induced, we call it an environmental effect, and contend that it is not inherited because under its normal (usual) conditions, the offspring will not reproduce it.

Looking at the character fasciation from this standpoint, it becomes comparatively easy in many cases to distinguish between the inherited and the non-inherited form, but in certain cases, the difficulties of classification are very greatly increased through our general ignorance of the nature of the material and the various combinations of material and environment necessary to produce fasciation. Environmental and hereditary effects are apparently hopelessly mixed.

Take, for example, the investigations of de Vries upon this anomaly, the results of which were partly responsible for his formulation of the conception of "eversporting characters". This investigator defines an eversporting race of plants as one in which the „character" under observation is inherited by all the individual progeny, but only expressed (somatically) in part of the individuals. In other words, some of the

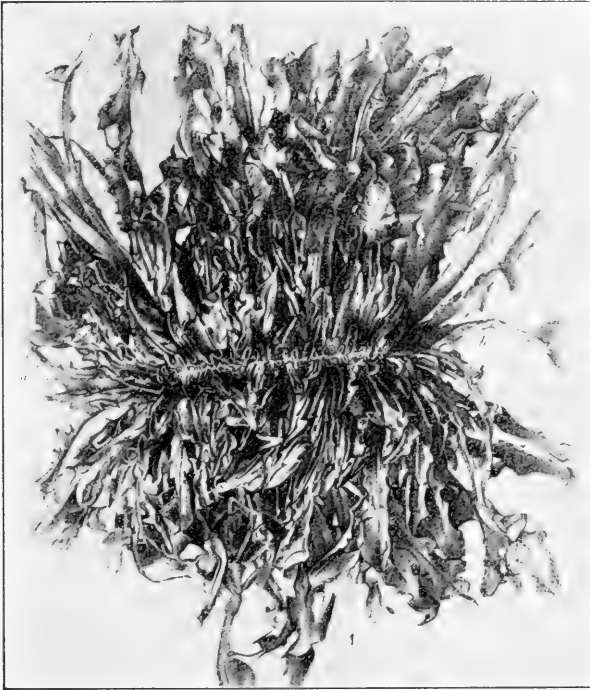


Fig. 5. Fasciated rosette of *Crepis biennis*.  
(After de Vries.)

progeny possess the character fasciation and some do not. This percentage could be and was increased by selection in a plus direction, but the permanency of the increase was always subject to the caprice of the environment. Even in a homozygous pure line, de Vries looks upon this anomaly as inconstant, although its transmission to all the progeny is said to be perfect. In some of de Vries' cultures, this character was so inconstant that often over half the individuals of one of these races were normal, although the race was held to be edtrue

to fasciation as far as transmission was concerned, for seeds of self-fertilized normals produced progeny in which the percentage of fasciated individuals was nearly as high as that from seed of self-fertilized abnormal plants. Some fasciated races were poor as regards somatic expression, others were rich, and a race producing few anomalous plants could not be induced by selection to give a higher percentage of them. *Rubia tinctorum* and *Pedicularis palustris* are typical examples of the former, in cultural trials producing the anomaly in very few individuals, even under what appear to be the most favorable environmental conditions (de Vries, 1906, p. 410). These poor races are technically known as half races.

On the other hand, the rich races (eversporting or "middle" races) often gave as high as 50 per cent fasciated progeny.

*Crepis biennis* (fasciated) is a typical example of the latter and I will recount its history in the Amsterdam garden as it is related by de Vries.

*Crepis biennis* is commonly fasciated in Holland and de Vries found two such plants growing among hundreds of normal plants in a meadow near Hilversum in 1886 (Fig. 5). From the normals, he collected ripe seed and from this seed grew about 100 plants in 1887—88, 12 per cent of which were fasciated. Seed from fasciated plants of this generation gave 120 plants, of which 40 per cent showed fasciated rosettes the first year. The remainder were destroyed. Of the 40 per cent fasciated individuals, three of the finest fasciated plants were selected and used as seed parents for the next (4th) generation, which gave 30 per cent fasciated plants. The fifth generation gave 24 per cent; the sixth was very rich in the anomaly, although no exact figures are given. The seventh generation produced only 20 per cent fasciated progeny, only rosettes of the first year being counted. The eighth generation was sown on a small scale and no percentage is recorded. The hereditary constitution of this race is said to be fairly constant under normal conditions and the average percentage of fasciated individuals fluctuates between 30 and 40.

Out of 350 plants raised from seed of isolated normal (atavist) individuals of the *Crepis biennis fasciata* race, about 20 per cent were fasciated. Again in 1895, 41 individuals of *Crepis biennis fasciata* were abundantly manured with horn meal. Under these conditions, the number of fasciated individuals rose to 85 per cent, the race under ordinary conditions at this time, producing 20 to 40 per cent. In the manured

culture, the plants stood close together, or, says de Vries (M. T. 2: p. 516) "I should probably have succeeded in inducing the anomaly in every one of them."

No sharp limit, according to de Vries can be drawn between the normals (atavists) and the fasciated individuals, and he again uses the *Crepis* race to support his statement. From an isolated group of 3 fasciated plants of this race, seed was saved from the one most abnormal and 150 progeny raised under the most favorable conditions. The following results were obtained:

Stems without fasciation	. . . . .	33
„ slightly fasciated at top	. . . . .	9
„ fasciated along whole length	. . . . .	108
Total		150

or, altogether, about 80 per cent were fasciated. The breadths of the 108 fasciated stems were tabulated by classes and a curve plotted, 0 indicating the group of the 33 normals (atavists). Transitions between normals and fasciated individuals occurred, but are said to have been relatively rare. Two pure types were produced then, as shown by the two peaks of the curve. Practically the same results were secured in all the numerous fasciated races with which de Vries experimented, and even the cockscomb, *Celosia cristata*, belongs to this category of eversporting hereditary varieties, although in its case, "complete atavists are very rare". (M. T. 2: p. 519.) De Vries (see 1906, p. 401, also M. T. 2: pp. 525—526) summarizes his conclusions regarding fasciated eversporting varieties as follows: (Nos. 7 and 8 are a free translation).

1. "Races always consist of fasciated individuals and atavists" (normals).
2. "The proportion of the former varies greatly, often amounting to only 40% or less, but not infrequently to more (*Geranium* and *Crepis* with 65% and 85%; *Celosia cristata*)."
3. "The fasciated individuals are connected by transitional forms, which are, however, rare; and the statistical curves representing them have therefore 2 apices."
4. "These proportions are to a large extent dependent on external conditions of life, which can transform atavists into fasciated plants and vice versa. This transformation obviously takes place during the plastic period in youth, before the character in question is actually developed."

5. "The atavists, as well as the selected individuals, produce fasciated offspring, and often in proportions very little lower than those in which the selected individuals produce them."
6. "Between the broadened specimens and the atavists there is no essential or fundamental difference, in spite of the great difference in their external forms."
7. Fasciation is due to some internal hereditary quality, which though often latent, becomes active in response to external conditions. Its wide distribution causes one to assume that it arose in some common ancestor of the forms which now possess it. Hence, phylogenetically, it must be very old.
8. Poor races and rich races both may be strengthened or weakened by selection and treatment, but the limits between races are never transgressed. A poor race cannot become a rich one through selection. The external conditions being the same, the hereditary factor must be variable.

The de Vriesian conception of ever-sporting hereditary characters has burdened the science of genetics with an extremely complex interpretation of a set of facts that may be given a much clearer and simpler explanation, and certainly more in accord with the modern strict use of the term heredity. De Vries has urged the need of much more research upon anomalies, and gives his results and conclusions rather as suggestions than unquestionable facts. Further discussion of ever-sporting races is given at the conclusion of this review.

b) Inherited (germinal) form of fasciation.

*Pisum sativum umbellatum* Mill., *Celosia cristata*, *Nicotiana tabacum fasciata*, and some races of *Zea mays* L. are well known examples of hereditary fasciated races. With the exception of *Nicotiana*, nothing is known concerning the manner in which they originated or the genetic character of their immediate parents. Numerous observers vouch for the absolute constancy in the transmission of this character by seed. *Pisum s. umbellatum* is figured in Gerarde's Herball as a separate species. Lynch, (1900) Körnicke and Rimpau have grown this race for a number of years, and all three regard it as perfectly constant in its transmission of the fasciated character. My own observations have led me to adopt the same view. Goebel grew *Celosia cristata*, and found, contrary to de Vries that it was absolutely constant as regards fasciation.



Races which are suspected of being hereditary, but about which little is known genetically, have been from time to time recorded as variants of *Cirsium* (Moq.-Tand.), *Reseda* and *Myosotis* (de Vries), *Curcubita pepo* (Mazzani and de Vries), *Oxalis crenata* (Kuntze and Hus), *Ipomoea batatas* Poir. (Conard) and *Ananas sativus* Schult. (M. T. Cook).

There is another class of fasciation commonly present in woody and herbaceous plants, which appears to be transmitted asexually. There is no experimental evidence that they are germinal variations, but the fact that the anomaly reappears in every season's renewal of growth, is regarded by some observers as proof that it is a hereditary phenomenon. In *Abies* (Fig. 3) de Vries describes a fasciated condition that reappeared year after year in every season's growth of wood. Hus (1906) gives similar facts regarding a specimen of *Rhus diversiloba*. Repeated annual fasciation is a characteristic of a specimen of *Sophora secundiflora* (Vasey, 1887) described from Texas (Fig. 6). *Rheum moorcroftianum* (Worsdell, 1905) plants at Kew send up a number of fasciated shoots each year. The sweet potato<sup>1)</sup> regarded by Conard as a constant fasciated race, has been propagated entirely asexually and in this manner, the anomalous character is said to have been so widely distributed, that in many areas unfasciated plants are difficult to find. Numerous instances of a similar nature are recorded in connection with other woody and herbaceous plants.

Unless the situation were considered carefully, one might conclude prematurely that in these plants the anomalous character is reproduced through seed, but no one so far as I know has demonstrated this to



Fig. 6. Fasciation in *Sophora*.  
(After Vasey. Photographed from  
a drawing in the Bot. Gazette.)

<sup>1)</sup> One may consider fasciation in this case a bud sport and account satisfactorily for its wide distribution asexually.

be a fact. On the other hand, there is some circumstantial evidence that certain of these cases may need the services of a pathologist rather than those of a geneticist in order to determine the nature of their ailment. I have no doubt, that in some instances, the presence of fasciation in woody and herbaceous plants is a strictly hereditary character. In other instances, some of which have come directly under my own observation, I believe the anomalous condition to be due to perennial fungi or to bacteria. I have no other proof than circumstantial evidence for this statement, but several perennial fungous diseases of economic importance, such as those resulting from the presence of several species of *Exoascus*, are known to be capable of bringing about marked modifications in the character of the host-plant structures. As a rule, they do not affect every individual plant of a group to the same extent on their first appearance, even though these plants may all belong to the same variety. Often only a few branches show the anomaly, the disease in some years gaining, in others, losing ground. Some species of *Exoascus* produce "witch-brooms", which in the matter of increasing the amount of woody tissue through stimulation, is comparable with what takes place in the production of a fasciated branch.

c) Uninherited (somatic) form of fasciation.

De Vries and others regard heredity as a matter of degree. A single fasciated plant appears in a normal culture of a species, and the next year, seed from this plant produces another large culture with perhaps a single fasciated plant or perhaps three or four present. The per cent is small and cannot be increased by selection. It is designated as a poor race. Rich races produce larger numbers of the anomaly. In order to show that the value of heredity as a conceptional term will be decreased if a sharp line cannot be drawn between non-inheritance and inheritance of characters, it seems to me necessary to emphasize the importance of this point, and I shall go into greater detail here than the subject would otherwise warrant. Somatic fasciations may be classified under several heads on the basis of difference in causal factors, although these factors, from a physiological standpoint, function in producing the character in the same manner. Fasciations may be caused by insects injuring the young embryonic tissue, by mutilation through the agencies of frosts, higher animals and man by abruptly increasing the supply of nutriment, either by checking the plant's ability

to use it or by an actual increase, perhaps by fungi and bacteria, and other unknown factors.

Insects. Knox (1908) has shown the moth *Mompha* to be the cause of fasciation in several *Oenothera* species (Fig. 7). Injuries were inflicted



Fig. 7. Fasciated plant of *Oenothera parviflora*. (After Knox in Carneg. Publ.)

on the initial meristem of the growing point and could only be detected microscopically during the earliest growth stages. The greatest number of fasciations were produced under optimum conditions, showing increase of nutriment in an abrupt manner to be the real cause, though this abrupt increase was made possible through crippling the metabolism of the plant by the insect. Knox's investigations are the most extended, but other observations on other plants support her conclusions.

A specimen of *Hieracium vulgatum* with a broad flattened stem was found in relation to a gall of *Aulax hieracii* (de Vries, 1901, p. 291). Below the gall the stem was normal, above, it was fasciated. Hus (1908) figures fasciated specimens of *Erigeron canadensis*, containing larvae of *Cecidomyia erigeroni*. Other specimens contained larvae, and though abnormal, were not fasciated. In all the specimens examined, the fasciated and abnormal modifications began only above the gall-like swellings. Molliard (1900) found coleoptera larvae at the base of fasciations in stems of *Raphanus raphanistrum* L. and lepidopteran larvae occupied the same position in fasciated *Picris hieracioides* individuals. In the former case, a score or so of affected plants were examined and the larvae were present without exception. In the latter example, the relation between the insect and fasciation was not so clear. More recently, the same investigator has shown that a relation exists between the presence of fasciation in *Senecio jacobea* and certain insect larvae inhabiting their roots or the bases of their stems.

Branching palms are not uncommon in India and are classed by F. Scott of the Agri.-Hort. Society of India as of the nature of fasciation. A particular case is given on the authority of Dr. Beaumont (Gard. Chron. 1874), which is unique. This is a specimen of the „common date palm with 22 branches, 18 of which rise vertically, and are so closely packed that it was not possible to give a clear idea of them in the picture". S. Pulney Andy (1869, p. 661), commenting on these branched palms, states that the intelligent native farmers, give insect depredations, particularly beetles which bore into the growing point, as the cause of this condition, especially as found in bifurcated trees of *Cocos nucifera*. Petch (1911) states that the fasciations frequently present in young trees of *Hevea braziliensis* are probably due in some cases, to insect and fungous attacks, although these factors will not account for the presence of the anomaly in every cases.

*Fraxinus excelsior* and *F. ornus* are often affected with "fasciations" which are sometimes "so abundant that it looks as if the trees had

been sown with them", according to Kerner and Oliver (1902, p. 549), These "fasciations" are caused by a gall-mite *Phytoptus*. Judging from my own observations, and from pictures, these are not typical fasciations, such as really occur in ash trees at times. The typical linear fasciation illustrated in Fig. 119 (*Fraxinus excelsior*, see Kidd 1883) may occur in connection with these hypertrophied inflorescences, but as to this I have no information. Cases of fasciation which may be and have been interpreted as the result of insect mutilation are numerous, but definite information is absent from these observations in the majority of cases.

Natural elements, higher animals and man. The examples of traumatic response to injuries from these sources are numerous, but not always accompanied by desirable details. *Cereus marginatus*, under the name of "Organo" is largely used as a hedge plant in Mexico. A hedge of these plants (Starr, 1899), (Hus, 1908, Fig. on p. 86) which were partly injured, probably because cuttings were taken from them for planting, showed numerous fasciations: Krasan (Klebs, 1903—06, p. 134) observed fasciations induced by loss of foliage through the action of June beetles or spring frosts. According to Sorauer (1906, p. 334), a fasciation in *Tecoma radicans* was brought about through appression to a wall, the parts above the wall also showing the anomalous character. Lopriore (Hus 1906) however, did not succeed in producing this condition in *Vicia* roots through prolonged pressure. An asparagus grower (Hus, 1906) in California, claims fasciated shoots of his crop are more common among those plants which first pierce the ground, especially after a cold winter. Fasciations (Hus, 1906) were very frequent in wild and cultivated plants at Berkeley, California, within a week after a heavy rainfall at a most unusual time of the year (September, 1904). Other teratological phenomena were also common. Dandelions from time to time appear on lawns, along sidewalks and in fields in a fasciated state. Hus believes these to be the result of mutilation.

M. T. Cook (Letter, 1912) writes me that Cuban planters believe mutilated pine-apple stock will produce malformations (fasciation included) and that his own observations tended to confirm this belief. Richly nourished, but uninjured individuals of *Weigelia* (Goebel, 1900) sometimes produce fasciated shoots.

Experimental production. Sachs (1859) was one of the first to produce fasciations experimentally. By cutting off the chief axis

above the cotyledons in such plants as *Phaseolus multiflorus* and *Vicia faba*, the axillary shoots frequently became fasciated. Double leaves and changes in phyllotaxy appear not infrequently on individuals thus treated. Lopriore (1904), following Sachs' methods, cut off the root tips of seedlings of *Vicia faba* and obtained fasciated roots in a large number of cases. Goebel (1: 1900, p. 190) calls attention to the production of "fasciations artificially by causing the 'sap' to flow rapidly and with great intensity into a lateral bud which otherwise would only obtain a small part of it". This is his explanation for the common occurrence of fasciated suckers and stool shoots. An intentional slight injury of the growing tip produced fasciation in *Ibervillea sonorae* (Knox 1907). By crushing young stems of *Viola tricolor*, var. *maxima*, fasciated shoots were produced (Blaringhem, 1904—5). By removing the main stem of *Agrostemma githago* (de Vries M. T. 2, p. 501) just above the cotyledons, the axillary buds, which as a rule do not develop, grew out under this treatment, and frequently became fasciated. Mutilation of the main stem and branches of *Barkhausia taraxacifolia*, induced more or less fasciation in the branches and inflorescences of this plant, according to Lamarlière (1899).

Hus (1906) was able to induce fasciation by the use of the following method: 'Plants, just previous to flowering time were subjected to the environments described below':

"About the time of the appearance of the first flower, the plant is kept as dry as possible, only enough water being given to prevent wilting. As a result, the flowering period will be comparatively short, and in an indeterminate inflorescence, the buds near the end of the spike remain undeveloped. If at this time, the plants are abundantly irrigated daily, occasionally with manure water, numerous fasciations will make their appearance. But it must be remembered that this result is usually reached only with plants which throughout their existence have been well nourished and well cared for generally. For no apparent reason, one plant will fasciate; while the next one, belonging to the same species, remains normal."

During 1905 fasciations were obtained by this method in *Antirrhinum majus*, *Actinomeris squarrosa*, *Solanum lycopersicum* "*Magnus*", *Lythrum virgatuma*, *Oenothera Lamarckiana* and *Collomia grandiflora*. Experiments with *Solanum pseudo-capsicum*, *Capsicum annuum*, *Solanum nigrum* and *Abutilon avicennae* yielded no fasciations.

Fasciations (perhaps produced in this manner) of *Solanum lycopersicum*, *Antirrhinum majus*, *Echeveria glauca* and others have been propagated by cuttings at the Missouri Botanic Garden (Hus 1908).

Reed (1912) induced fasciations in seedlings of *Phaseolus multiflorus* through the removal of the plumule when it was about an inch long. Shoots were thus caused to develop from the axillary cotyledon buds, and many of them showed fasciation. The removal of the apical buds from these shoots caused still more fasciated and twisted structures to develop. Through this treatment, the hypocotyl also often became fasciated. *Vicia faba* and *Pisum sativum* under the same treatment as *P. multiflorus* produced only a few slightly fasciated structures.

Epigeal types such as *Phaseolus vulgaris*, *Lupinus douglasii*, *Ricinus communis* and *Cucurbita pepo* have fleshy cotyledons, and hence a large supply of reserve food. When subjected to the same treatment as *P. multiflorus*, no fasciations were produced. Epigeal-type seedlings were given a plentiful supply of nitrogenous manures, and some were mutilated. Although the checks were vigorous in their growth, the mutilated individuals did not produce any fasciated structures.

Daniel (1904) induced fasciation in the common European pear by a method of pruning called "à onglet complet", which consists of removing all the buds, the terminal included, from a branch, and allowing this branch to remain on the tree.

---

## D. Discussion and summary of Parts B and C.

All characters, whether somatic or otherwise, may be regarded as the resulting expressions, in an organism, of stages in the development of a factor (gene, or germinal unit) plus the modifications of this expression brought about through the presence in the organism of other factors, and through the action of external environmental conditions such as soil, climate, insect depredations, etc.

Fasciation, on the basis of this conception of a character, may be caused by many diverse and unrelated combinations of internal factors and external conditions. Hence, to speak of it as latent, when it does not exist as an observable entity, is an absurdity. If one holds to such a vague form of interpreting certain facts, the furniture dealer is justified in speaking of chairs being latent in mahogany trees or of the latency of office desks in oak trees. The fore-going data show us beyond all doubt that many factors, both internal and external, are responsible for

fasciation. Mechanical injury, sudden arrest of growth, insect and fungous depredations, injury due to climatic factors (frosts, increased humidity), poor seed associated with richly fertilized soils and intensive cultivation are probably only a very few of these numerous environmental conditions. But the internal factor or factors are just as important as the external ones, as shown by the results obtained in attempting to produce this phenomenon experimentally. All plants, even of the same species or of even closer taxonomic affinity, when subjected to apparently identical environmental conditions do not respond in the same degree or in the same manner. This is amply illustrated by the results obtained by Hus, Reed and others. *Cucurbito pepo* seedlings did not become fasciated with Reed's methods, but fasciated plants of this species are recorded by de Vries. Fasciated races never bred true with de Vries, although he tested out many fasciated individuals belonging to numerous diverse species, by growing large numbers of their progeny. Even the old established horticultural varieties of cockscomb proved to be inconstant in his cultures, as far as the character fasciation was concerned. On the other hand, Goebel found the cockscomb to be absolutely constant in his cultures even when they were grown in sterile sand. Fasciation is also known to be an absolutely constant character in several races of plants, as the hundreds of individuals comprising several generations that have been raised under controlled conditions, testify. Normal strains of these same fasciated races are also common, and in the case of peas, have bred true to absence of fasciation for at least a quarter of a century. Are we to believe that the character fasciation is latent in these normal strains, or are the facts more clearly expressed by looking upon it as absent? From the standpoint of genetics, the latter interpretation is by far the more preferable, because it more clearly expresses the facts in the case, as we know them. There are undoubtedly constant hereditary races of fasciated plants, — races, in which every plant derived from the seed of a self-fertilized fasciated parent, is fasciated, if both parent and progeny are grown under identical environments. There are also constant normal strains of these same species, which breed true to normalness, when all are grown under the same environment as their fasciated relatives. There are still other races of plants in which fasciated individuals are common and the percentage of these abnormals vary greatly as in the case of the *Crepis* with which de Vries experimented. Progeny grown from such fasciated races under the same conditions as



the constant normal and constant fasciated races continue to remain inconstant, even though they may all be grown from seed of a single self-fertilized plant. Such races are usually plants which are naturally cross-fertilized and hence may be heterozygous in many internal factors. The segregation of these factors, even in the germ-cells of a single selfed plant, may produce a very diverse progeny. As the development of one factor may be hindered or helped by the presence or the absence of others, one may conclude that part of this eversporting condition is due to the segregation that takes place in each generation. Further, more than one primary factor may be involved in producing fasciation in some races of plants. In attempting to explain the eversporting character of de Vries' fasciated races, one must not forget the prevalence of the various external factors, which especially in an old settled country, are always on hand to commit depredations. When these external factors operate in the form of an insect, they are very hard to trace, as has been shown by Knox and others. My own experience with *Oenotheras* has shown me how hard it is to guard against such factors. I grew 200 seedlings from two very fasciated wild plants of *Oenothera biennis*, which were obtained for me through the kindness of S. M. Blake of the Gray Herbarium. They were grown under conditions generally held to be favorable to the development of fasciation, and on ground only a few rods from which in former years, many fasciated *Oenotheras* had been observed. Of the 200 seedlings only one was fasciated and that only to the extent of a small twig. It is obvious that in this case, fasciation was not hereditary in the sense in which we ordinarily use the term, yet had I previously believed such characters to be inherited in this inconstant manner, I would have never considered the true cause — insect mutilation.

### Summary of Parts B and C.

1. The character fasciation is widely distributed in the plant world, both in wild and cultivated plants. Sufficient data have not been collected to prove that it is absent from any taxonomic group.

2. Certain ecological conditions are favorable to its development, but these conditions are not necessarily essential.

3. The character fasciation may occur in almost any part of the plant. Morphologically, it appears to be an enlargement of a single growing point, so that considering the fasciated plant as a whole, the amount of tissue is greatly increased over that of its normal relatives.

4. Very numerous, diverse internal and external factors operate singly or in combination to develop fasciation. If these factors are largely internal, and the race is naturally cleistogamous, the character is generally hereditary and constant. If the factors are largely external (insect depredation, mutilation, etc.) the character fasciation is neither hereditary nor constant. If the fasciated race, to begin with, is not genotypically homozygous, as is not the case when the individuals of a species are naturally cross-fertilized, the character fasciation may be hereditary, but present in only part of the progeny, owing to the segregation of the primary internal factors for fasciation or to the segregation of numerous other internal factors which may modify in some manner the expression of those factors especially concerned in the production of fasciation.

## E. Review of previous Mendelian studies.

1. *Pisum sativum umbellatum* Mill. is the only race of fasciated plants which has been fully tested as to the discontinuous nature of its inheritance in crosses with the normal race (Fig. 8). The fasciated character of this plant was one of the original seven Mendelian character-pairs. Mendel (Bateson 1909) found that crosses of fasciated  $\times$  normal in  $F_1$  gave complete dominance of the normal condition. In  $F_2$  the ratio of abnormal to normal was 3.14:1, Bateson and Punnett (Bateson, 1909, p. 25) repeated this experiment, but secured intermediates in  $F_2$ .

Fasciated (terminal inflorescences)	. . .	207
Normal (axial	„ )	651
		<hr/> Total
		858

Mendel's experiment was again repeated by Lock and later by Darbishire. Lock hesitatingly confirms Mendel's results. The hesitancy is caused by the variation in the fasciated character. Normal  $\times$  fasciated in  $F_2$  gave Lock (1908) approximately a 3:1 ratio, but many of the fasciated  $F_2$  segregates expressed their anomalous character in a much slighter degree than the fasciated grandparent ("Irish Mummy"). Some of this modification in expression was ascribed to crowding and to other unfavorable growth conditions, since the fasciated  $F_2$  segregates "had to compete with thrice their number of normal sister plants, but it did not seem likely that this would account for the whole difference". 'Seeds of very slightly fasciated plants were sown and the resulting  $F_2$ 's

grown under optimum conditions. All the plants thus produced were in every case fully fasciated, almost, if not quite as much as the original grandparent.' The slight variability of the character was therefore ascribed by Lock to environmental influences.  $F_1$  plants grown at the Bussey Institution from seed ("Irish Mummy"  $\times$  "Chinese Native") furnished by Darbishire, gave absolute dominance of the normal condition.

2. *Zea Mays* L. De Vries, East and Hayes, Emerson and Hus have all experimented with races of maize which produce fasciated ears.

De Vries (1894) finds this character to belong to the "eversporting" class. Cultures that were grown by him contained 40 per cent abnormal plants. Hus and Murdock (1911) secured results similar to those obtained by de Vries.

East and Hayes (1911) found an ear of this fasciated type in a culture of field corn which had been selfed for three generations. The seed was grown and 34 abnormal and 12 normal-eared plants were produced. Another fasciated ear appeared in the  $F_2$  generation of a

cross between two normal strains, one of which had been recorded as throwing abnormal-eared plants. This ear produced 62 abnormalities: 23 normals. The normals appeared to breed true, and the abnormal condition is regarded by them to be dominant. The character itself fluctuated between very abnormal and (superficially) almost normal states.

The most extensive investigations on the inheritance of fasciation in maize have been made by Emerson (1912). In his cultures, the degree of fasciation varies much even between the different ears of a single plant, some ears being very broad-tipped, while others are only

3. *Pisum umbellatum*.  
Tufted or Scottish Pease.



Fig. 8. *Pisum sativum umbellatum*.  
(After Gerarde.)

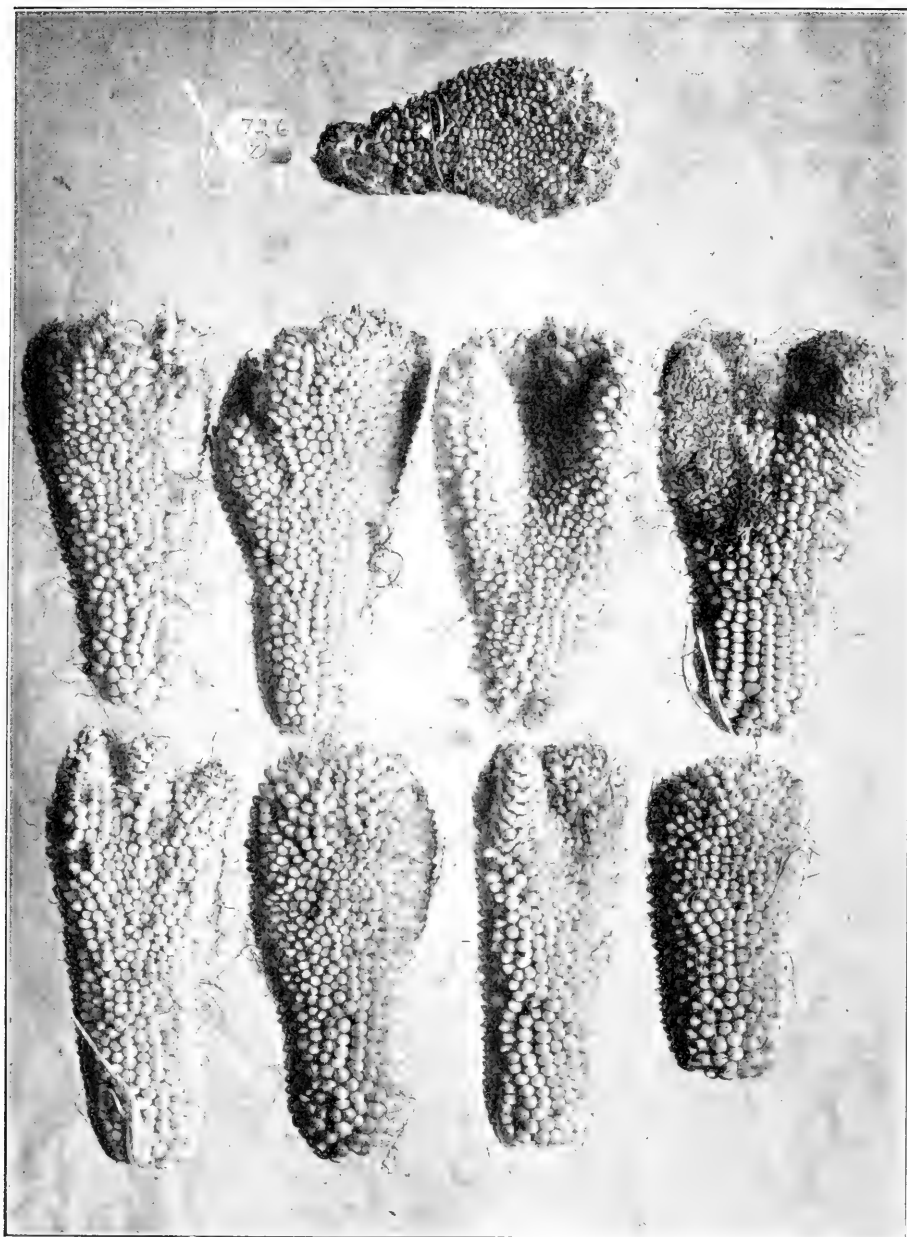


Fig. 9. Fasciation in *Zea mays*, illustrating constancy of the fasciated character in this strain. The horizontal ear is from the parent plant of the plants producing the vertically placed specimens. (Photograph by Emerson.)

slightly flattened. The opinion is expressed that different degrees of fasciation may be inherited.

One of Emerson's corn families shows an extreme type of fasciation, not present in any of the others (Fig. 9). 'From a 1910 family of popcorn that contained both normal and abnormal ears, four fasciated ears were selected and used as parents of 1911 families.' The results obtained were as follows:

		No. of Plants grown	Character of Ears.
1911	Ear 1	18	All strongly fasciated.
	Ear 2	46	All strongly fasciated.
	Ear 3	15	{ 12 more or less fasciated. 3 perfectly normal.
	Ear 4	28	{ Strongly abnormal, normal and all intergrades making classification impossible.

From one of the first two families, I examined and collected ears, and found very little variation in the expression of the anomalous character. Another family grown from a fasciated ear gave a proportion of 32 plants with more or less fasciated ears, and 35 plants with apparently normal ears, though some of the latter may have been slightly flattened. The parent of the above family was also crossed with an 8-rowed dent corn plant. The  $F_1$  generation contained 63 plants, all producing perfectly normal ears. In other crosses (1912) between fasciated and normal races, the  $F_1$  was also perfectly normal. About 25 per cent fasciated plants occurred in some  $F_2$  families, while in other crosses even less than 25 per cent were fasciated. Emerson believes soil and climatic conditions to have considerable influence on the expression of fasciation in maize. In some strains, he thinks perhaps two Mendelian factors are involved. The suggestion is also made that 'interaction between a single fasciation factor' and the diverse characters present in the different strains, may provide just as good an interpretation for the complexities in the results as the postulation of more than one factor.

## F. Special study of fasciation in *Nicotiana*.

### 1. Problems.

Chief among the problems involved in this particular study, is the effect of diverse and unrelated genetic factors in their ontogenetic expression upon that of the fasciation factor. Owing to the historical data extant concerning the origin of this fasciated race, one is almost justified in saying that in this particular case, through comparison with its normal parent, and through crossing, an isolation of a factor has been accomplished. If to some, this statement is not justified by the data which is to follow, I feel that at least, I have found ideal material to serve as a standard with which to compare the variation in expression which takes place when this race is crossed with other races, and thus better appreciate the true nature of the phenomena of dominance. Other problems more or less associated with this main problem are: the nature and causes of dominance, the ability of selection to modify a unit factor, the relation between fasciation and environment, the nature of Mendelian segregation when two abnormal hereditary characters are combined through crossing, the appearance of mutations in controlled cultures, and the fidelity with which pure homozygous  $F_2$  segregates breed true in later generations.

It is realized, however, that the data secured on the problems of selection and the modification of unit factors, are too few to be of more than suggestive value.

### 2. Materials and methods.

The material upon which the study is largely based is a fasciated race of *Nicotiana tabacum*. In connection with the hybridization experiments, cultivated and wild species and varieties of *Nicotiana*, which have been tested in controlled cultures for at least two years were used. These types were obtained by Dr. East from Prof. W. L. Setchell, from Mr. J. S. Dewey, from Prof. A. Splendore and Prof. O. Comes through the kind offices of Mr. D. Fairchild. To all of these gentlemen the writer wishes to express his grateful thanks. *Nicotiana* is an excellent genus on which to conduct investigations, and of the numerous species it contains, *Nicotiana tabacum* is one of the most favorable from a genetic standpoint, because of its large number of distinct subspecies and varieties, the majority of which are practically

cleistogamous, hence, yielding races which are at once almost natural pure lines. Varieties and species in this genus in many cases are fertile inter se, and the seed produced by one flower furnishes an abundance of progeny, thus helping to eliminate the arduous technique of making crosses. The species and varieties which were used in this study are described by number.

a) Description of material-species and varieties.

**300—309** *Nicotiana tabacum fasciata* (Fig. 10). Mutant derived from "Cuban" variety of *N. tabacum*, J. S. Dewey, 1907. This race was obtained from selfed seed of a mutant found growing in a field of Cuban tobacco in the district of Partidos, near the town of Alquiza, Cuba in 1907. J. S. Dewey, who was connected with the company on whose plantation the discovery was made, describes the original plant as follows: 'Stem fasciated; leaves 152, not over 8 cm. long when dry, flowers abnormal, very little seed produced.' Owing to the cleistogamous nature of *N. tabacum*, the strain from which the mutant arose was probably a natural pure line, the characters of which were largely homozygous. The isolation of pure true-breeding lines of Cuban tobacco from a mixed population by Hasselbring (1912) seems to substantiate such a claim. And if this be true, hybridization had no part whatever in producing the mutation. As only one fasciated plant occurred in the field, so far as is known, and as this plant was homozygous and bred true upon selfing for the abnormal character, the actual place in ontogeny at which the change from the normal to the abnormal took place must have been shortly after fertilization. If it had occurred later in ontogeny, the fasciated character would have appeared first as a bud-sport. If it had taken place before fertilization as the result of a disruption in one of the cells involved in the maturation of the egg or sperm, a double mutation would have been necessary (i. e., a similar single mutation in both egg and sperm ancestry) in order to account for the homozygous condition of the original mutant. In the latter case, the element of chance is so great, that it is very improbable, even had such mutations occurred, that it would have been possible for them to unite, and had all the germ-cells of a whole plant changed, more than one abnormality should have appeared. One may say, of course, that on its first appearance, it was heterozygous and that the single plant found was a representative of an  $F_2$  or possibly of a backcross. But

it is hardly probable in a crop so closely attended and scrutinized as is tobacco, and with so prominent a change in character as the original mutant showed, that additional abnormal plants would have escaped unnoted. The heterozygote (Aa) produces plenty of seed under even



Fig. 10. Fasciated *Nicotiana* plants growing under shade in Connecticut.

unfavorable conditions, so its scarcity would not account for the presence of only one plant. So many mutations are coupled with maturation phenomena at the present time that it seems worth while to call attention to cases that one may feel tolerably certain did not arise as a consequence of reduction or maturation phenomena disturbances.

The morphological differences between the normal Cuban (402) and the mutant (300—309) which constitute the somatic character called



fasciation, will be described in detail, beginning with the grosser structures such as stem and inflorescence, and concluding with a description of the changes brought about in the reproductive organs. Special care will be observed in the description of the leaves and floral parts because of the variability in number produced by the presence of this character.

Seedlings. Generally normal; tricotyls rare.

Stem. Cylindrical base, gradually developing the characteristic flat, ribbon-shaped, fasciated condition. Grooved or ribbed by fine vascular strands. Linear width, 1.25—5.5 cm. Some stems more flattened than others. Fasciated part of stem not the same throughout its whole extent. Variable, often slightly curved owing to irregularities of growth. Usually unbranched except for the cluster of small twigs constituting the inflorescence. Pith an ellipse in cross section. Anatomical preparations give no support to the "conrescence" theory.

Leaves. Phyllotaxy very irregular. Double leaves and leaves with broadened apices not uncommon. Great increase in number as compared with normal parent race. Many normal-sized leaves and many smaller than normal (402). Variation in number of leaves correlated with size and character of main axis. Variation in number per plant ranges between 28—152 as taken from records of over 200 plants grown under five different environments and during five seasons. Normal as regards form. (See Table 2.)

Inflorescence. Bifurcate, multiradiate, rarely "annular" or funnel-shaped, often single main axis, abruptly terminated by a number of small twigs. Flower-bearing twigs small, densely clustered into 'witch-broom'-like bunches or irregularly distributed along the sides and apex of the stem.

The floral structures were deformed in a large number of ways, the most prominent being the increase in number of parts to each whorl per flower. This numerical increase is not of a constant nature, in the sense of a variation from one definite number to another, a statement also true of the change in phyllotaxy and leaf number. Nor does it at all substantiate de Vries' notion of a duplication in number such as is said to occur in *Geranium molle fasciatum*. In a figurative way, one may compare the variability of *Nicotiana tabacum fasciata* to that of an arc made by a pendulum, provided there was a force behind the device to change the rate of its swing and the size of its arc when affected by things external to itself. Tables 3 and 4 give a better idea

than mere description, of the extent and nature of this variability, the former as regards the variability of the race and the latter as regards the range per individual plant. By inspection of Table 3, the average number of parts per whorl of a flower is seen to show a progressive increase in the expression of the fasciation factor. This may be expressed in tabular form by subtracting the normal number of parts per whorl (5 for the first three and 2 for the gynoeceium) from the average for the number of parts per abnormal flower. In order to compare the first three whorls with the gynoeceium, their differences should be divided by 2.5\* as there are 2.5 times as many petals, sepals and stamens to a flower as ovary-locules. The results for families 301—1 and 303—1 are thus:

Table C.

	301—1 Average No. of floral parts above normal	*	303—1 Average No. of floral parts above normal	*
Sepals . . . .	1.74 +	0.69 +	2.03 +	0.80 +
Petals . . . .	2.65 +	1.06 +	3.24 +	1.29 +
Stamens . . . .	2.70 +	1.08 +	3.47 +	1.39 +
O.-locules . .	1.93 +	1.93 +	2.86 +	2.86 +

The calyx is thus seen to be the least, and the gynoeceium the most affected. The latter is almost three times as abnormal as the former in 301—1, and more than three times in the case of 303—1. This progression in the manifestation of abnormal condition is in accordance with the observations on other parts of the plant. The seedlings appear to be normal; the first few leaves are not deranged as to phyllotaxy, and the whole stem remains normal, even in the most fasciated specimens for a foot above ground. The linear expansion increases in extent and the leaves in number as the plant approaches maturity. At maturity, the apex of the stem shows the greatest linear expansion, and sometimes becomes so abnormal that the whole inflorescence is partially inhibited in its development. The greatest alteration in phyllotaxy and the largest increase in number of leaves is characteristic of this terminal portion of the main axis. Owing to the fluctuation in expression of the factor, the stem may not always show the linear expansion throughout its whole length, but in all cases it shows in the inflorescence.

In addition to the increase in number of parts, the floral structures are subject to many minor abnormalities. The first flowers to bloom on a plant are much more abnormal than those appearing later. Because of this, all data on the abnormal flowers of a family have been taken



Fig. 11.

a *Nicotiana* 300—309 (fasciated).

b *Nicotiana* 402 (normal).

as nearly as possible at the time when all the plants were approximately in the same blooming stage. These early flowers were often so split (dialysis) and deformed as to lose all semblance of belonging to any regular-flowered family such as the *Solanaceae*. The later flowers, though generally possessing as many floral leaves as the earlier ones, were usually as symmetrical as those of the normal 402 (Fig. 11).

A detailed study of the various whorls disclosed many more anomalous characters. The calyx, in addition to being irregular, sometimes possessed a sepal attached to the outside of the regular whorl (Fig. 12). Sepal lobes were irregular in size, and occasionally one would occur with a slight reddish color on the tip (calycanthemy). Calyx and corolla whorls not uncommonly were present as one spiral whorl („speiranthie"). Two flowers were sometimes fused and enclosed in a continuous calyx (adhesion). Once or twice, a flower was found con-

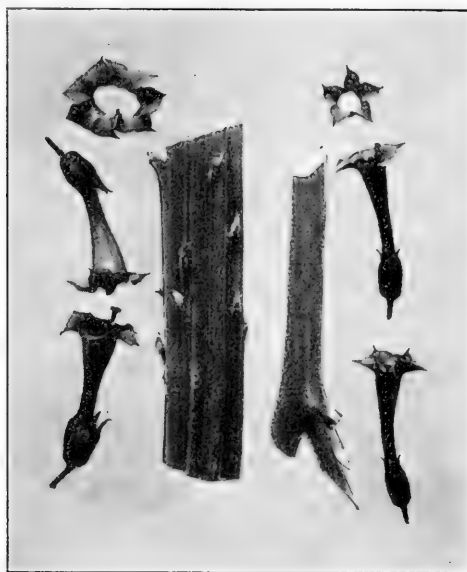


Fig. 12. Stems and flowers of the fasciated (300—309) and normal (402) races of *N. tabacum*.

sisting of only a corolla and a few stamens, growing on the side of and fused with the main corolla (synanthy). Instead of an increase in flower parts through a multiplication of whorls (pleiotaxy) the increase takes place through a multiplication of the number of parts per whorl (polyphyly). All four whorls are increased in the number of their parts in this manner. Polyphyly of the androecium increases the number of stamens per single flower, the range of variability being 4—25. Filaments are fused to each other (cohesion) and to the walls of the corolla (adhesion). The anther-sacs are sometimes split at the end into

two segments; in other cases an actual increase in number occurs and a single stamen may have as high as six. Petalody and pistillody of the stamens are rarely present. In the former case, the petals are very slightly developed; in the latter, three or four rudimentary pistils occur, developing from almost any point on the anther-sac. In an examination of thousands of flowers of this race, I have found petalody, pistillody and calycanthemy only in a dozen or so cases. Abortion of pollen (contabescence) is common as well as various distorted conditions of the anthers.

The pistil frequently was wholly or partly incapable of functioning, owing to various forms of distortion, including proliferation, staminody, pleiotaxy, and meiophylly of the style and ovary-locules. The increase in number of locules ranged between 2 (rarely) and 21, the mode being about 4. The style was often shortened and twisted. Ovary-locules were so crowded at times, owing to polyphylly that many were abortive, resulting in a much distorted capsule. From 2—4 pistils (pleiotaxy) were often present in the same flower, sometimes all capable of functioning; in other cases, all but one abortive. Sterility was present, but in the majority of cases, examination of a mature capsule demonstrated fertility to be almost perfect.

Cytology. In a preliminary paper, the normal conditions were briefly described for both this abnormal strain and the normal (402). The chromosome number was 48, reduced in the germ-cells to 24. Cytological variations in the normal (402) were rare, either as to chromosomes and their number or in other structures. Many anthers of the abnormal race when examined cytologically were entirely normal in all their maturation phases. Others showed evidences of almost total sterility through premature breaking down of the archesporial tissue, while still others were only partially sterile. Abnormal variation in the rate of progress of maturation stages was often characteristic of the abnormal anthers. Atrophy and disintegration following physiological abnormalities causes the not infrequent appearance of only a very few mature pollen grains in the mature anther. This breaking down of the pollen mother-cells began in the early prophase of the first division, and persisted as late as the prophase in the second division. Abnormalities were not as common in the second reduction division as in the first. Deformed nuclei were common in the first maturation division. The nucleoli and chromatin were not infrequently clumped together as though overheating on the slide had taken place. Nuclear fragmentation

was common. Great variation in the staining properties of the preparation was noticeable, this probably resulting from physiological abnormalities. The chromosomes of a mother-cell were either increased in number by abnormal division or nuclei divided and never separated. In one case 51 chromosomes were counted in a reduction phase, and from the manner of their occurrence, it would seem there was no other interpretation than of increase in number through a division of only part of the chromosomes of this cell. The cell was in a state of disintegration. Other cases occurred in which there were 30 where only 24 should have been counted. Irregular divisions and lagging chromosomes were not infrequent. The chromosomes of *Nicotiana* are small, though very distinct in the maturation stages, but in cases where abnormal conditions prevailed, one could not always be certain they were counting heterotypic or homotypic chromosomes or both, owing to premature division of some of the heterotypic chromosomes. Increases in number were rare, but many of the other abnormalities mentioned were common. Supernumerary pollen grains such as occur in *Hemerocallis* were never found. Divisions of chromosomes in somatic cells on account of their size, were studied with difficulty, and gave no data. Cytological observations on maturation in the gynoecium were only superficial as compared with those of the anthers. No special abnormalities in the reduction divisions were noted in the few sections examined, but a small percentage of the embryo-sacs appeared to be abortive.

From data taken in connection with the floral leaf counts, I should judge the contabescent anthers to be from 4—5 per cent, but such data probably gives too low an estimate, because one cannot be always certain that an anther, externally normal, represents the same internal state.

Summarizing, one may say that although these abnormal cellular conditions are strictly inherited, their morphological aspects closely resemble the cytological changes produced in plants through external stimuli, such as fungi, insects and chemicals, after the manner in which these have been described by Molliard (1897), and others. Gregory (1905) described similar phenomena in the case of the abortive anthers of sweet peas, though in this case as in *Nicotiana*, the phenomenon was of strictly hereditary nature.

Fasciation in *Nicotiana* is comparatively rare, as somewhat extensive search through the literature brought to light only a few cases of floral fasciation in *Nicotiana affinis (alata)* (de Vries).

The relation of this race to different environmental conditions and the nature of the variability in expression of the fasciation factor will be further discussed under "selection and environment".

402. *Nicotiana tabacum* L., var. "Cuban" (Fig. 13). (13—29 U. S. Dept. of Agr.) Grown in controlled cultures for at least three years.



Fig. 13. Enlarged view of the inflorescences of *Nicotiana tabacum*, races 300—309, 402. (Photographs from  $F_2$  segregates of 304  $\times$  402.)

Remarkably constant in all its characters. As contrasted with 300—309, it is normal in all the organs altered in that race by the fasciated character. A possible exception to this generality is found in the rare occurrence of an extra sepal or petal. Stem cylindrical, number of leaves per plant 18—24 with mode of 20, ave. 19.65, based on counts made by East and Hayes on 124 plants grown at Bloomfield, Conn. in 1911; inflorescence branched, flowers pink, three whorls 5-lobed, gynoeceium 2-loculed. Number of parts to androeceium and gynoeceium practically constant. Plants in our cultures, uniform in height and other gross morphological features. Same variety as that from which

300—309 was derived, but obtained from a different source. Maturation phenomena in the anthers normal. No contabescence.

**353.** *N. tabacum*, var. *fruticosa* Hook. fil. U. S. Dept. of Agriculture, 1908. Orig. from Portici, Italy. General description given in Comes' Mon. (1899, p. 8) Sp. 1, var. 1. Comes' var. *fruticosa* not that of Hook. fil., according to Setchell (1912). Inbred for three years, constant for characters noted in crossing experiments. Low, shrubby, profusely branched plants, height ave. (1912) from 9 plants, 14.55 + dcm. Lvs. petioled, non-auriculate, leaf count made on main axis from 9 individuals (1912), ave. 12.33 + leaves per plant. Range in variation 10—14, but method was very unsatisfactory and results are only approximate. Flowers normal, occasionally 6-sepaled or 6-petaled, 100 flowers examined (1912) were all perfectly normal, slightly darker pink than 300—309, deeply lobed corolla, petals acuminate, slender throat and tube. Sepals long, acute, and reflexed at tips.

**373.** *N. tabacum*, var. *havanensis*, (Lag.) Comes' Mon. (p. 16), *angustifoliae*, vern. Loemodjang. Comes' 1908 (See S. & P. Int. Inv. No. 14, p. 40) U. S. Dept. of Agr. 22164. When first grown, variable in leaf and flower characters. Selected by East for constancy in corolla shape and leaf characters. Race from selfed seed, constant for two years in characters here noted. Hght. 17.54—19.06 dcm., ave. 18.3 dcm. in 1912. Unbranched main axis, lvs. in number 18—21, ave. (1912) 19.33 +, auriculate, sessile; inflorescence spreading, flowers dark red, inflated throat, corolla pentagonal, varying toward subrotund lobing, normal as to number of parts, no 6-sepaled or 6-petaled flowers being noted. Fertile. See Comes' Mon. (p. 16) for general description.

**396.** *N. tabacum*, var. *fruticosa hybridae*, *fruticosa* × *macrophylla purpurea*. Hort. *N. calyciflora* Caille. Comes' Mon. (p. 10). From Portici, Italy. Same as *Nicotiana tabacum* var. *calycina* of Setchell (1912, p. 6) (Fig. 14). Race from inbred seed, constant for two years or more, except in characters noted as otherwise (See Setchell on constancy of this variety). Low, shrubby, profusely branched, 353-type of plant. Hght. constant in inbred stock, except for the appearance of a single nana plant in 1912. Ave. hght. from 24 (396—1) individuals, 13.84 + dcm. Lvs. sessile, auriculate, ave. no. per plant 11, with range of 9—12 [count includes 24 plants determined from observations on main axis (unsatisfactory)]. Inflorescence normal; flowers reddish pink, subject to splitting of corolla tube and other morphological irregularities. Sepals, petals and stamens fluctuate between 5 and 6



per flower. Filaments not infrequently fused to corolla tube (adhesion). Three or four of the sepals are always roseate colored in whole or in part (calycanthemy). This character is variable and the anomalous sepals usually are longer than the non-colored. The peculiar crinkled effect shown in Fig. 6 is also characteristic and constant when even the calycanthemy does not appear. Gynoecium normal. Fertility 100 per cent, and especially noticeable. Corolla is usually irregular. The constancy of the anomalous character is perhaps better shown in Table 5. Table 5 gives an individual record of 25 flowers of plant 396—1 (1911), together with six of its progeny grown from inbred seed. 24 other 396—1 progeny were grown in the same row and their range of variability was approximately the same as the six plants on which the table is based. Masters (p. 384—85) says teratological coloration of sepals is especially common in gamosepalous flowers and cites numerous cases.

Calycanthemy usually means simply a change in color, but may not infrequently be accompanied by structural changes, and this is said to be especially true in cases where displacement of organs has occurred. In the 396, as grown in our cultures, structural changes were always present in some form and degree. Splitting of the corolla tube and the formation of and adherence of an extra petal were especially common. Coloration in at least one sepal and usually three was characteristic. The dwarf (mutant?) mentioned differed from the race only in height, not in number of leaves nor in type of flowers.



Fig. 14. *N. calyciflora*, Caille.  
Note the calycanthemous sepals.

#### Other Species.

**324.** *N. bigelovii* Watson. U. C. Bot. Garden 1909. Answers to Comes' (p. 43) description, except in floral characters. Sepals, petals and stamens vary between 5 and 7, per flower, 6 being very common. The race breeds nearly true to a 3-loculed ovary. Sp. 25. (See Setchell 1912, p. 25).

**327.** *N. glutinosa* L. U. C. Bot. Garden 1909, Comes' Mon. (p. 24) Sp. 3. Constant from selfed seed for 3 years.

**331.** *N. paniculata* L. U. C. Bot. Garden 1909, Comes' Mon. (p. 25), Sp. 4. Constant from selfed seed for 3 years.

**332.** *N. sylvestris* Speng. et nob. (Nova. sp.) U. C. Bot. Garden 1909. Comes' Mon. (pp. 34—35). Sp. 19. Constant.

#### b) Number of plants grown.

This investigation of the inheritance of fasciation in species of *Nicotiana* is based on data from studies of about 5,000 plants, grown over a period of five years, and under several distinct physiological and geographical environments. A nearly complete list of the different species, races, families and hybrids, together with the exact number of each grown, the year and the environment are given in Table 1.

#### c) Methods.

All plants used in these experiments were grown as nearly as practicable under the same external environmental conditions. Plants for comparative study were often grown side by side. After each operation in making crosses, all instruments were carefully cleansed in 95 per cent alcohol. Pollen was used only from unopened flowers. The technical work was always personally looked after. The methods used in the cytological phase of this investigation are described in an earlier paper (White 1913).

**Tabulation.** Data were collected on each plant and tabulated separately. The character on which most of the studies were made were: — extent of fasciation in the main axis, number of leaves per plant, number of floral parts per whorl. 25 flowers from each plant were taken and the number of parts per whorl for each flower was recorded separately, and in such a manner that all the whorls per single flower remained identifiable and their correlation could be shown. Minor abnormalities of all kinds, such as calycanthemy, pistillody of the stamen, united filaments (cohesion), abnormally distorted anthers, petalody of the stamen, deformed styles and stigmas, cohesion or fission in leaves, were recorded for each flower and plant. In presenting in tabular form, the mass of data thus accumulated, two types of frequency tables are used, each of which shows the variability of the fasciated character expressed in terms of numerical-plant-organ alterations, as for example; one flower may have 8 sepals, 10 petals, 12 stamens, and

5 ovary-locules, while another may be altered from the normal 402 condition by having 10 sepals, 10 petals, 12 stamens and 4 ovary-locules.

One type, such as Table 4, gives the frequency distribution of floral parts (sepals, petals, stamens, etc.) per flower, and shows the fluctuation of the character fasciation per plant in a whole family. The second type of table such as No. 3 disregards the individual plant entirely, and gives the frequency distribution of the number of parts per flower and leaves per plant for the family as a whole. The first type is especially useful in comparing the individual inconstancy of the character in two different races. The second is only valuable as a basis for the comparison of the average variation of different races. In order to show the variation in the organs of a single plant, when affected by fasciation, tables of records of typical individuals have been used (See White 1913, pp. 212—13). The race 402 is at all times accepted as the normal, and a basis for comparison as to what constitutes an abnormal *Nicotiana tabacum* deviation.

### 3. Fasciation and Environment.

In order to study accurately the manner of the inheritance of a "somatic" character, it is first necessary to thoroughly understand its reaction toward its particular environment, and this is especially true of such a character as fasciation, as has been repeatedly emphasized by de Vries, Knight (1822) and a host of seedsmen and florists. De Vries found the influence of conditions surrounding the parent seed plant to be a factor that must always be taken into consideration in studying anomalies. In his work, plump seeds gave the plant a better start in life and as nutriment and good care are very essential to producing large fasciations, such seeds, he says, should be selected. Seed from branches favorably situated should produce more anomalies than seed from 'poorer' flowers and weaker branches (considering the latter to be atavistic or more normal structures), but in his experimental work, this expectation bore but little fruit.

De Vries has very often called attention to the relation between plant vigor and the production of anomalous variations, — "the stronger a branch is, the more liable it is to flatten out". Biennials and perennials when allowed to fasciate the first year gave but very small expressions, and in some cases, a heritable race would show no sign of its fasciated character. On the other hand, high percentages of

individuals with beautiful comb-like expansions were secured the second year. Time of sowing, according to de Vries (1909—10), (M. T. 2, p. 498) is also a factor in the production of fasciated individuals. In Holland, sowings of *Crepis* in April and May gave 30—40 per cent fasciations, sowings at the end of July 20 per cent, and those made in September, none at all. The same results were obtained with *Taraxacum officinale*. Apparently early sowing gives the plant time to make a strong rosette before winter stops growth. Crowding, pruning, and nutrition are important factors. Crowding is said to lessen the percentage of fasciated individuals, and increase the atavists in a hereditary race. Pruning diverts the sap rapidly into lateral branches, and this, according to de Vries and Goebel, arouses the latent character to somatic expression. Nutriment is very important as evidenced by the remarks on crowding, selection of seeds, etc. For the reason that fasciated branches are often somewhat weakened by growth expansion, de Vries thinks atavistic (normal) branches may perhaps produce the best seed for continuing the race. By the same method of reasoning, absence of fasciated branches on a fasciated main stem, which is very common, are explained. Briefly then, in order to favor the expression of such characters as fasciation, even though the character is said to be strictly hereditary in a race, it is necessary, according to de Vries, to take into consideration, environment of seed parents, character of seed (weight, plumpness, etc.), climatic conditions, time of sowing, crowding, pruning, and other methods of diverting sap or increasing the food supply abruptly, and nutriment (soil, water, fertilizer, etc.).

Growing in sterile sand decreases, while richly manured soil increases the percentage of fasciations in a hereditary race, and the finest specimens are produced by pot culture, rich soil and subsequent transplantation (de Vries, 1899, M. T. 2, p. 501).

*Nicotiana tabacum fasciata* furnishes especially favorable material on which to test out some of these ideas and throw further light on the interpretation of the facts, for in this race, there are so many structures on which reaction-phenomena can be noted. The experimental cultures of this race have nearly always been grown beside the normal 402 race, and it is understood that both races (300—309 and 402) under all the environments tested, constantly show the differences noted in the preceding descriptions.

Commercial growers of tobacco fan their seed, sowing only the heaviest. In my work, unselected seed was planted in seed pans,

containing moderately rich soil. Often these pans were crowded with young plants, but they did not remain in such quarters long enough to become stunted. In pricking out plants, naturally and unconsciously, the best seedlings were selected, though this was not always the case, especially when seed was scarce. Variation between the plants became greatest after they had been pricked off into flats, and when final transplantation time arrived, there were some more or less stunted individuals, but all were usually planted. The normals (402) were always subjected (in my own work) to the same treatment as the fasciated race. Plants were grown in a variety of environments, and in order to show the constancy of the race under these environments, Table 2 was constructed. The number of leaves per plant is extremely variable, as evidenced repeatedly in a leaf count of the progeny of a single selfed plant, when all had been grown under the same conditions. 124 plants from selfed seed of a single 402 plant, grown under shade in Connecticut in 1911, gave an average of 19.65 leaves per plant, with a range of variability between 14 and 24, and a mode of 20. In 1908, under about the same conditions, 99 plants from selfed seed of the original mutant were grown, and leaf counts made by J. S. Dewey, gave an average of 69.7 leaves per individual, with a range of variability between 30 and 133 and a mode of 57. Included in Table 3 are abnormal segregates, but these as far as I can judge, are indistinguishable from the pure abnormal race. The range of variability in the number of leaves in different years is well shown in Table 2. 301—309 consisted of 148 progeny grown at Bloomfield, Conn., from selfed seed of nine of Dewey's 1908 plants. 301—1 and 303—1 were selections from the 1909 cultures, the progeny of which were grown under field conditions at the Bussey Institution in 1910. X is the progeny of a single selfed plant of Dewey sport (genealogy lost) grown in the Bussey greenhouse, the winter of 1909—1910. The 1911 selections were all grown under the same environment at the Bussey Institution. The same is true of the 1912 cultures, except that the five 301—1 plants were neglected before transplantation, and given poor soil in field cultures. These data are subject to the criticism that in a study of environmental effect on plants, seed from the same, instead of from different plants, should be used. But this criticism is probably invalid here, because the fasciated race is a pure line upon which selection (White, 1913) seems to have no effect. So for purposes of comparison, seeds of different individuals of a pure line have the

same value whether from the same plant or generation or different plants in different generations. The tent-grown plants in Connecticut had a higher average number of leaves than the plants of the 1910 culture at the Bussey Institution. 1911 was an especially favorable year for fasciations. After transplantations in June, a drouth ensued through which the plants barely lived. July followed with much rain and excessive heat. 1912 was a fair year for field cultures. A June drouth was followed by rain in July, but the change was not so abrupt nor so extreme as in 1911.

From the table, it is apparent that this race shows very decided variation in the number of leaves in the different families, and if I am correct in considering the variability as not due to a mixed population, the only other alternative is to admit the effect of environment. And yet environment does not affect the expression of this character in *Nicotiana* to the degree claimed by de Vries for his fasciated races. In all my field cultures and those reported by Mr. Dewey and Dr. East (aggregating 694 plants grown over a period of five years in four distinct environments) the fasciated character has bred very true in the sense that its somatic expression always showed to some extent in the stem, in leaf number, in the character of the inflorescence and the floral organs, and that this development never fluctuated toward the normal sufficiently to make classification even remotely questionable. No so-called atavists have appeared at any time.

Another experiment was inaugurated in the winter of 1912 to test further the constancy of the fasciated character under different environments. Cultures of normal and abnormal plants were started in February by sowing seed of these strains in ordinary sterilized soil. Germination was excellent, and the young plants were kept in their seed quarters for about four months. No additional food was supplied them, and a struggle for existence ensued. As a consequence, the survivors do not represent more than one tenth of each original "pot" society. From these 5.08 and 10.16 cm. pots (orig. seed quarters) the survivors were removed, with all of their soil, to 15.2 cm. pots and fed once a week with a solution made up as follows:

- 2 pt. superphosphate
- 1 pt. sulphate of ammonia
- 1 pt. potash
- 1 teaspoonful to 7.57 litres of water.

Table D.

Effect of environment on the expression of the factor A.

Designation	Survivors	Somatic Appearance	Hght. in cm.	No. of leaves	Flowers	Remarks
301—1—8	18	Abnormal	7.63—9.2	42—51	Abnormal	<sup>1)</sup> One plant with no fasciation.
301—1—32	13	"	7.63—9.2	62—77	"	One plant with extreme fasciation.
303—1—13	16	"	—	1 plant, 80	"	Stems characteristically flat.
402—1	9	Normal	4 plants, 9.2	20—22	Normal	
(304 × 402)—1—28	10	"	3.05—9.2	17—22	"	
(304 × 402)—1—8	14	Abnormal	3 plants, 9.2	76—80	Abnormal	Stems all fasciated.
(304 × 402)—1—31	18	Normal	5 plants, 9.2	19—	Normal	
Total	98					

When the text photographs were taken (Fig. 15), the plants were 6 months old, having passed 2 months in the 15.2 cm. pots. In the course of these two months many died, and the remainder had bloomed and matured seed. Many of their leaves were yellow and the bottom four to seven leaves had fallen. Table D gives their pedigree, the number of survivors to each pot, their height and character. The flowers were as large and as unaffected as though the cultures had been given the best care. The normal flowers were in all respects similar to those of field-grown plants. The leaves were reduced to a fourth of their normal area, but as shown by the table, their number remained unchanged. The main plant stems were very small, but flattening was as characteristically expressed, though in 'baby-ribbon' dimensions, as that of field plants.

While other characters such as leaf size and plant size are modified in expression by adverse conditions this does not seem to be true of fasciation as it appears in *Nicotiana*, except through its relation to other characters, such as size of stem. Not one single individual of the whole 61 surviving abnormalities but what could very easily be

<sup>1)</sup> Stem so small in diameter that inflorescence fasciation would be difficult to determine through casual observation.

distinguished from the normals grown under the same conditions. So far as this race is concerned "atavists" in the de Vriesian sense do not exist. And when abnormal and normals are grown under certain specific identical environments, my experience gives me reason to believe there will always be the same decided features by which to distinguish them.



Fig. 15.

#### 4. Fasciations and selection.

In a former paper (White, 1913) the statement was made that the fasciated character of the 300—309 race did not seem any more amenable to selection than the race of cocks-combs with which de Vries worked. In other words, from two generations of selection for normalness, no effect seemed to be apparent, so the attempt for the time, was given up. The exact data on which this conclusion rests were by no means conclusive. The results obtained were clearly enough interpreted, but the experiment was not of long enough duration, nor detailed enough to furnish any but indicative data. In 1909, East selected one of the most abnormal and one of the least abnormal plants of the

*fasciata* race cultures grown at Bloomfield to be selfed. 301—1 is the pedigree number of the least abnormal, and that of the most abnormal plant is 303—1. Both the parents were shade-grown plants raised by Dewey. The parent of 301—1 had 64 leaves, that of 303—1, 133 leaves. East took no definite data on the number of leaves of 301—1 and 303—1, but remarks in notes that 303 was the most abnormal of all the eight families grown in 1909. The leaf count varied between 40 and 100. The plant selected as 303—1 was one of the most abnormal of its family. Plants from selfed seed of these two strains were grown in 1910 side by side at the Bussey Institution. Table 4 shows the individual variation of each plant in the number of



its floral parts while Table 2 gives this same information for the number of leaves. Table 3 is a summation table showing the frequency distribution in number of flower parts per flower for the race. Adding together the total number of flower parts of all the flowers from all the plants of each race examined, and dividing this sum by the total number of flowers examined a constant is obtained by which to more accurately compare the difference between the two races (301—1 and 303—1). Thirty three 301—1 plants with a total of 825 flowers, gave a constant of  $6.509+$ , while 303—1 with a total of 850 flowers from 34 plants, gave  $7.152+$ , the difference in abnormalness being  $0.643+$  in favor of the 303—1 race. This difference in abnormalness is apparent in the averages calculated for all the flower parts, and is also true of the stem-flattening and the number of leaves. The average number of leaves per plant for 32 of these same 301—1 plants is  $34.18+$ , while that for 36 (303—1) plants is  $45.52+$  leaves per plant. Table 4 gives the range of variation in flower parts per flower for each plant of the two races. The range in individual plant variation is about the same for the two races with a slight advantage in favor of 303—1. The modes for the variation in number of parts per flower are also the same, with the exception of the ovary-locules, 303—1 having almost one more locule per average flower than 301—1. Selection so far seemed to be producing results, so four plants were selected from the progeny of 301—1 and 303—1 and selfed. These were 301—1—2, 303—1—14, 301—1—29 and 303—1—12. The two former were approximately the least abnormal progeny of their respective families grown in 1910, while the two latter were approximately the most abnormal. The extent of their abnormalities in floral structures may be noted in Table 4, and changes in leaf number in Table 2.

Selfed seed of these four selections was grown in 1911 and the plants matured under about the same environment as surrounded the 301—1 and 303—1 cultures of 1910. Time did not allow me to make an elaborate examination of the 239 plants thus produced, nor of the 303—1 and 301—1 plants that grew beside them, serving as checks. However, by going through them at maturity, I was able to classify them roughly by the extent of their stem-fasciation into slightly abnormal and abnormal classes (see Table E).

Slightly abnormal simply means that stem fasciation only appeared in the region of the inflorescence. This was the stem condition of the parents 301—1—2, 301—1—29 and 303—1—14. Parent 303—1—12 had an exceedingly abnormal, bent flattened stem.

Table E.

Pedigree	Leaves of Parent	Selected toward	Slightly Abnormal	Abnormal	Total
301—1—2	33	Normal	22	44	66
301—1—29	34	Abnormal	9	60	69
303—1—14	40	Normal	3	36	39
303—1—12	69	Abnormal	13	52	65
Total			47	192	239

No plant in any of the four families was any less normal than the parents, and there were many more extreme abnormalities in all the selections than were present in either of the 1910 families. Roughly 301—1—29 appeared to be more abnormal in stem-fasciation than 301—1—2, but this was not true of the families 303—1—14 and 303—1—12, although the two parent plants represented extreme conditions. If one may draw conclusions from such scant data, I should interpret these results as showing the ever-varying nature of the character, not ever-varying however, in the sense of de Vries. No plant ever approached the normal, and were it not for labels, I should have been unable to have distinguished the two 301—1 selections from the parent strain growing beside them. De Vries, too, after two or three years, found selection of little value, and this was especially true in his attempt to produce a normal cockscomb by selection from an abnormal race. The value of selection for the first two or three years in de Vries' cultures may be accounted for by the fact that his plants came from the wild, of whose immediate ancestry he was ignorant. His fasciated races were also plants which as a rule were cross-fertilized. Selection work on this *Nicotiana* race should be continued, and careful detailed records taken during many years before a dogmatic decision in regard to selection of an abnormal from a normal and a normal from an abnormal could be made. The material is ideal for such work, as it fills the conditions called for by the advocates of Johannsen's pure line theory admirably, and the objection of bisexual inheritance is not here applicable as in the case of animals. Starting with what is in all probability a natural pure line, made homozygous by thousands of generations of inbreeding, and making use of a character that acts very clearly as a single unit, it would seem that the question of the power of selection to modify this particular gene could be irrevocably settled.

### 5. Fasciation and hybridization.

The hybridization work with the fasciated race was the most important part of the investigation. Crosses between it and various normal species and varieties have been numerous, and one such hybrid family has been grown to the  $F_4$  generation. Crosses were also made between it and a calycanthemous-flowered race, *N. t. calyciflora*. The  $F_1$  progeny will all be described together; the later generations of all crosses, under their respective headings. All parents used in this hybridization work are typical plants of the forms described under materials. Where the individual record of any fasciated parent used is known, it may be found in Table 9. The number, place and year in which any cross was grown is given in Table 7. The factor for fasciation is designated (A), that of calycanthemy (B).

#### a) Fasciation $\times$ Normal.

##### $F_1$ progeny (Fig. 16 u. 17).

Eight successful species and varietal crosses were made with the fasciated race. The species hybrids were all sterile, while the varietal  $F_1$  hybrids were all fertile. The species cross (331  $\times$  301) was not grown in sufficient numbers to give valuable data. The others, though sterile, gave important data regarding the nature of dominance. Tables 6—12 give the frequency distribution of floral parts (sepals, petals, etc.) per flower per individual plant of each different hybrid family. Table 13 shows the frequency distribution of parts per flower for the family as a whole, and gives the mode, number of flowers and plants examined and the character of single average flower for each of the crosses.

Exceptions to uniformity in  $F_1$ . All the  $F_1$  plants of a given cross and its reciprocal were alike in the characters under observation with two exceptions. One of these was probably a reversal of dominance

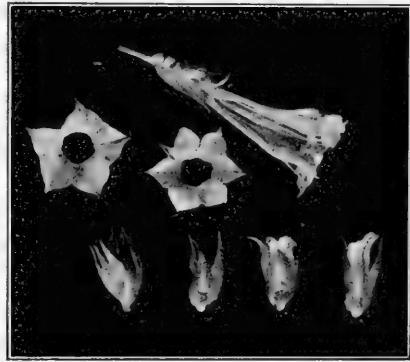


Fig. 16. Expression of calycanthemy (B) in  $F_1$  flowers from 396  $\times$  342. Note the petaloid sepals.

in connection with corolla shape, possibly resulting from internal environmental changes. It occurred in a family of 36  $F_1$  plants of 301—1—5  $\times$  373, and all its (Plant 17) flowers were deeply lobed, similar to those of the mother, rather than to the pentagonal corolla-shaped flowers of the pollen parent. Cuttings were taken and grown the next year in field cultures, with the result that both of the parental types of flowers as well as intermediates were produced on the same plant. Seed was not saved from these three kinds of flowers to

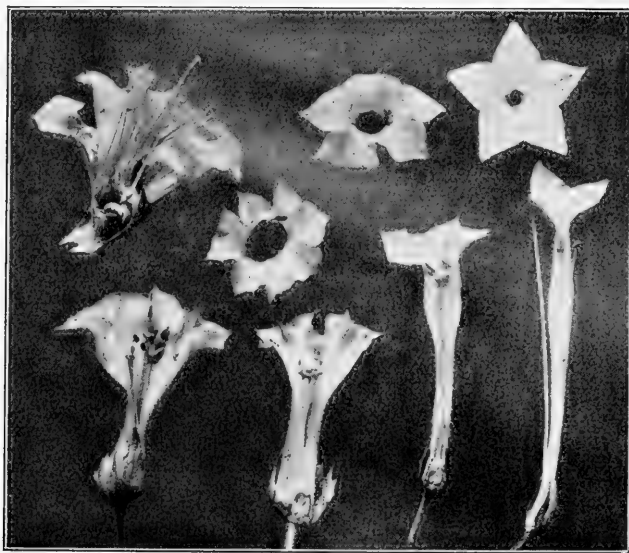


Fig. 17. Flowers of parents and  $F_1$  hybrid (303—1—24  $\times$  332).  
From right to left: 332, 301—24  $\times$  332 and 4 flowers of 300—309 race.

determine if somatic segregation had taken place. Selfed seed from the original plant gave only an ordinary segregating  $F_2$  population.

The other exception was in the nature of a mutation. It occurred in a 304  $\times$  402  $F_1$  family of 39 individuals grown in 1910. Its resemblance to a plant of the pure fasciated (300—309) strain was very striking (see Table 6, Plant 39) and I would have eliminated it as a stray contamination, without any hesitation, had I not found after repeated trials to secure selfed seed, that it was at least self-sterile. And as I recall, cross-fertilization was also attempted, but resulted in failure. The latter point is one on which I have no notes, so I am

not absolutely certain that it was tried. Dozens of flowers were bagged and hand pollinated, but no seed ever resulted. One may call it a reversal of dominance, i. e., a change from the intermediate to the completely abnormal condition, but some internal disturbance of a mutative nature must have accompanied this change, in order to account for the sterility. Unfortunately, I knew so little concerning the nature of my material and problems at the time that neither cuttings, nor



Fig. 18. Flowers of parents and  $F_1$  hybrid (300—1—5  $\times$  373).  
Four center flowers belong to hybrid.

cytological material were secured. In the light of Digby's (1912) studies on sterility in *Primula kewensis*, a cytological examination of this case might have proved interesting.

Flower variability on individual  $F_1$  plants (Fig. 18).

The first flowers on a plant of the pure fasciated race were usually the most abnormal. Flowers on plants maturing large numbers of seed capsules were likely to be the least abnormal. Environmental disturbances generally affected the variability of these organs in either a plus or minus direction. And in order to compare the range of variability of the fasciated expression in different plants and different

families, it was necessary to take their flower records during approximately the same blooming phase.

Table F shows a study of 88 flowers collected from the same plant at different intervals of time. The study is given here in order to show the fluctuation there may be in dominance when environmental factors enter, for the differences in the three lots are largely due to this cause.

Table F. Effect of environment on the expression of (A) in an  $F_1$  hybrid plant.

1) Aug. 10, 1911	No. of Flowers	Floral leaf class range							F (v)	F (v) Number	Constant
		1	2	3	4	5	6	7			
Sepals . . . .	25					22	3		128	5.12	2.048
Petals . . . .	"					24	1		126	5.04	2.016
Stamens . . . .	"					23	2		127	5.08	2.032
Ovary-locules . .	"		22	3					53	2.12	2.120
2) Sept. 1911											
Sepals . . . .	37					23	14		199	5.38	2.152
Petals . . . .	"					26	11		196	5.29	2.116
Stamens . . . .	"					27	8	2	197	5.32	2.129
Ovary-locules . .	"		30	7					81	2.18	2.189
3) Feb. 1, 1912											
Sepals . . . .	26					19	7		137	5.27	2.107
Petals . . . .	"					13	11	2	145	5.58	2.230
Stamens . . . .	"					15	8	3	144	5.54	2.215
Ovary-locules . .	"		16	10					62	2.38	2.384

Variability of dominance. Table 13 is a comparison between the average abnormal condition of the  $F_1$  flowers of the different crosses, the data from all, except the first and last resting on a study of 25 flowers from each  $F_1$  individual of the respective hybrid families.

324  $\times$  301 appears to be the most abnormal, followed somewhat closely by 303—1—24  $\times$  332 and 304  $\times$  402. The least abnormal  $F_1$

1) Field.

2) Same field as Aug. 10.

3) Greenhouse (richly fertilized soil).

families were  $353 \times 301$ ,  $301 \times 396$  and  $301-1-5 \times 373$ . The cause of the high abnormal condition of  $324 \times 301$   $F_1$  flowers is easily accounted for by the character of the 324 parent, as the flowers of this race are 5—7-petaled and almost constantly in possession of a three-loculed ovary. In all cases except the one just mentioned and  $301 \times 396$ , one parent is normal. My  $F_1$  data on this subject would be more satisfactory if I had used only a single fasciated plant as the abnormal parent in these crosses. Personally, I believe the race to be a homozygous pure line, and if the factor A cannot be modified by

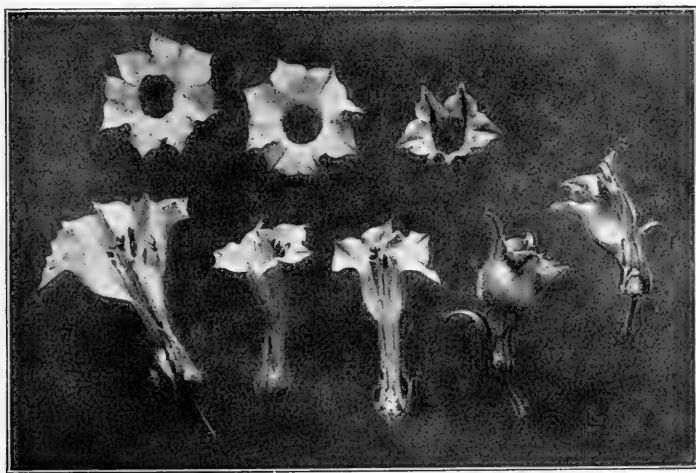


Fig. 19. Flowers of parents and  $F_1$  hybrid ( $303-1-13 \times 327$ ).  
Three center flowers belong to hybrid.

selection, any one of the pure strain individuals would be similar to every other one, so that the flowers of an  $F_1$  family grown from  $303 \times 373$  should not be more nor less abnormal than those from a  $301 \times 373$  culture, providing both were grown under the same environment. An experiment of this kind is in progress. Two or more crosses of the same kind, so far as my experiments have gone have always given similar data on dominance, leading one to infer that internal environmental differences of the normal races are responsible for the variability in the expression of A in each of these hybrid families (Fig. 19).

Cytology. The maturation phenomena in the  $F_1$  anthers of  $304 \times 402$  was investigated, but as compared with the pure strain, the

abnormal expression of A was small. Contabescent anthers occurred in this cross, as well as in all the others, but their number per flower or plant depended always on the degree of dominance expressed by the factor A.

#### **F<sub>2</sub>, F<sub>3</sub> and F<sub>4</sub> progeny.**

F<sub>2</sub> generation from three different varietal crosses have been grown, these being 301—1—5 × 373, 301—1—1 × 353 and reciprocal, and 304 × 402.

*N. tabacum fasciata* (304) × *N. tabacum* (402) (Fig. 20).

The experimental results and data from this cross have been given in detail in an earlier paper (White, 1913). The F<sub>2</sub> population contained abnormals (AA), intermediates (Aa), and normals (aa) in the proportion of 1:2:1. All the apparent classes were easily and accurately separated. The abnormal segregates bred asolutely true in F<sub>3</sub> and F<sub>4</sub>, while the intermediates continued to produce AA, Aa and aa progeny in these later generations. Such a population is represented by Tables 15—16. By glancing at it, one may see how sharply the three classes are differentiated, and this contrast becomes more marked when one sees the plants themselves rather than mathematical characterizations of them.

Table 14 shows the ration of AA, Aa und aa segregates among the progeny of six different selfed heterozygotes. In some cases, where the families are small, the actual and expected ratio are far from agreement, but in the case of (304 × 402)—1—34), one could not possibly expect a closer approximation between the two. The total ratio from all the heterozygous families also closely approaches that demanded by theory.

In this cross, so far as one could determine by observation, no segregation in other factors took place, and one would expect none to occur if the two races differ only by the genetic factor A, as I strongly believe.

#### **Character of aa and AA segregates.**

Table 17 shows the character of an F<sub>3</sub> population from a selfed AA F<sub>2</sub> segregate, while Tables 18—19 represent two families from selfed aa F<sub>2</sub> segregates. A glance at the latter may cast doubt upon my statement that pure aa segregates occur in F<sub>2</sub> and breed absolutely true, because these tables show there is a slight variability in the number of parts per flower. But the normal (402) itself, so far as



casual observation can determine, also shows this slight variability, and in practically the same degree. In an omitted table, the frequency distribution of these variations of parts per flower and the number of the abnormal flowers to each plant were calculated. Out of 11·475 flowers collected from 459 normal segregate plants or their progeny, there were 11·079 normal to 396 abnormal, or over 3·5 per cent of the latter. These abnormal flowers, representing 240 of the 459 plants



Fig. 20. Young inflorescences of 304—1, 304  $\times$  402 and 402. Photographed from herbarium specimens.

concerned, had 608 extra floral parts (sepals, petals, etc.) or about 1·5 part per flower. Their absence from the remaining 219 plants is of no significance, as each plant of the whole 459 was represented by only 25 flowers, and as abnormal ones are more common on branches just entering the blooming period, I might easily have overlooked them on some plants. Plants on which two or three such flowers had been found were selfed and their progeny grown, and from an examination of these, I concluded this variation was not heritable (Fig. 21).

As to whether the flowers of the aa segregates, in respect to number of parts, are as normal as those of the 402 grandparent, is an



Fig. 21. The three types of  $F_2$  segregates resulting from  $304 \times 402$ . Left to right, AA, Aa and aa.

important question theoretically, on account of its bearing on the theory of gametic contamination as opposed to that of gametic purity. My casual observations on the 402 race are not in a sufficiently definite form as yet to convince others than students of this same material that they are accurate. This being true, two interpretations can be placed upon my data. One may say, until proof to the contrary in a tabulated form is presented, that segregation of fasciation-determining material was not complete in the formation of the  $F_2$  seed, and consequently slight abnormalities in aa flowers appear, the latter being evidence in favor of such a supposition. However, one may also say that these abnormal flowers occur just as frequently in the 402 race, that they are just as abnormal, and that their presence is the result of accidents<sup>1)</sup> in ontogeny, in which case, internal character-materials have undergone absolute segregation and the  $F_2$  aa plants are pure normals.

In order to prove the former contention, it must be shown that the  $F_2$  aa segregates under the same environment as 402 plants, continuously produce flowers more abnormal than the latter. Further, if contamination is at all common, repeatedly back-crossing normal segregates with the pure abnormal (300—309) race, should eventually give one a pure abnormal race, and each generation of back-crosses should show some progress. In making such an experiment, one must first be certain that homozygous lines are being used as material, otherwise, if favorable, one might look upon its results as due to unconscious selection, for if one believes as does Castle (1912) in the creative power of selection, there is no apparent physiological reason why, through self-fertilization and selection, an abnormal race such as 300—309 could not be produced from these slightly abnormal-flowered  $F_2$  segregates.

If one adopts the "fixed factor" conception of East (1912) the extra parts of normal flowers on aa and 402 plants are simply and plausibly explained as ontogenetical accidents. For all practical purposes, the aa segregates are as normal as (402) individuals.

Cytology. The maturation phenomena of the anthers were investigated. Cytological irregularities in AA segregates were similar to those of the abnormal grandparent; in Aa anthers, similar to the  $F_1$

---

<sup>1)</sup> The term accident is used throughout this paper in a very specific sense. In using it, I intend to convey the idea that is expressed when a very accurate technical device, such as a rotary microtome, misses cutting a section.

conditions; while in aa segregates, normal conditions prevailed as in the normal grandparental race. The proportion of contabescent anthers and the cytological irregularities which they contain fluctuates as the grosser alterations produced by the factor A vary. These facts are of theoretical interest, because of their possible bearing on the chromosome theory of inheritance (see White, 1913).

*N. tabacum fasciata* (301—1—5)  $\times$  *N. tabacum havanensis* (373).



Fig. 22. Two  $F_2$  segregate plants (AA) from 301—1—5  $\times$  373.

Two  $F_2$  families were grown (Fig. 22). Tables 20a and b give the ratio of abnormal to normal segregates and the proportion of fasciate to non-fasciate-stemmed plants. It was impossible to accurately classify the heterozygotes, owing to the numerous modifications the character fasciation had undergone, as compared with its appearance in the pure strain and the 304  $\times$  402 AA and Aa segregates. The small proportion of 1 fasciated stem to 5 normal one was perplexing, inasmuch as theory demanded three of the former to one of the latter. The individuals of this population did not vary much in height, but segregation of factors governing color, habit and leaf character had occurred.

The leaf count per plant varied

between 16 and 111; for those classified as normal, it ranged between 16 and 28 and for "possible heterozygotes" as low as 19 and commonly 20 to 25. Table 21 shows the character of an  $F_2$  population, in terms of its flower variability and leaf number per plant.

*N. tabacum fruticosa* (353)  $\times$  *N. tabacum fasciata* (301).

Only two  $F_2$  families of this cross were grown and the ratio of abnormal to normal plants may be found in Tables 20a and b. The

difficulties in classifying the three kinds of segregates were greater than in  $301 \times 373$ , heterozygotes very often being classed as normals, until repeated inspections had taught me to look the whole plant over carefully for abnormal flowers. Individuals with fasciated stems occurred in a proportion of about 1 F to 9 N, whereas one would expect 3 to 1. 353 differs very markedly in character from 301, and one might almost



a                      Fig. 23.                      b

a)  $F_1$  plant with 18 leaves ( $301-1 \times 353-3$ ).  
b)  $F_2$  AA segregate with 100 leaves.

say dozens of these differences had segregated, so that the  $F_2$  generation, owing to the many new factor combinations, represented an extremely variable population. Variation in height ranged from 10.7 to 24.4 dm., and the leaf count from 13 to 212 leaves per plant. The relation between these characters is shown in Table 23. The segregate bearing 212 leaves was 17.54 dm. high and had a very fasciated stem, while the one with 13 leaves was 16.8 dm. and normal-stemmed (Fig. 23 and 24). Table G gives the frequency distribution of height in decimeters and number of leaves per plant for 24 apparently normal segregates.

Table G.

Hght. in decimeters	12.2	12.96	13.72	14.48	15.24	16.00	16.76	17.52	18.28	19.04	19.80	20.56	21.32	22.34
Frequency	1				2	3	4	2	4	1	1	2	3	1
Lvs. per Plant	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	27	28
Frequency	1	3	3	2	4	2	1	3	1	1		1	1	1



Fig. 24. Abnormal  $F_2$  segregate (probably AA) from (353  $\times$  301—1). Note absence of fasciated stem.

Extremely abnormal segregates, judging from the records, have a leaf count as low as 24 and a height of only 12.2 dcm. A survey of the data in Tables 22 and G shows there is some correlation between height and number of leaves. In addition to the characters just mentioned, these segregates differed as to color, habit of growth (branching or non-branching), leaf characters, flower characters and many others not so easily noted.

b) Fasciation  $\times$  calycanthemy and reciprocal.

This cross was especially interesting for two reasons; first, the segregation of two characters which were more or less associated in the same organs, and second on account of the numerous modifications of fasciation, even in AA segregates.

In the first case, both characters had given simple 1 : 2 : 1 ratios in an  $F_2$  generation obtained by

crossing each of them separately with the normal 402. (See Table H.) Both were partial dominants when heterozygous, hence in monohybrid

crosses with 402, the Aa and Bb classes were always easily distinguished. In the dihybrid cross under discussion then, an  $F_2$  ratio of 1 AABB : 2 AABb : 2 AaBB : 4 AaBb : 1 AAbb : 2 Aabb : 1 aaBB : 2 aaBb :



Fig. 25. Typical flowers from  $F_2$  segregates of calycanthemy  $\times$  fasciation, each flower representing one of the 9 somatic classes. Beginning at the top and left, they are (a) AABB, AaBB, AABb, AaBb (b), aaBB, aaBb, AAbb, Aabb, aabb.

1aabb was to be expected, the 9 gametic classes all being identifiable (Fig. 25 and 26). The actual results obtained by growing 477 plants from three different  $F_1$  individuals bore out these con-

clusions, but owing to complications caused by the segregation of numerous other characters, the classification was extremely difficult.

Table H. ( $396 \times 402$   $F_2$  generation.) (Calycanthemus  $\times$  normal.)

Ratio	Classes of $F_2$ segregates			Total
	BB	Bb	bb	
Actual . . .	15	25	13	53
Expected . .	13.25	26.50	13.25	53

Some individuals could be assigned to their particular category with accuracy and speed, while others were so hopelessly modified that

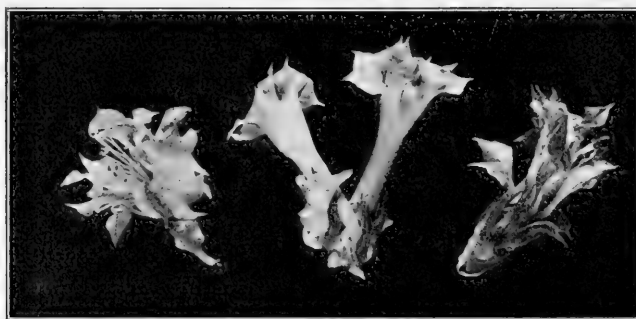


Fig. 26. Extremely abnormal flowers from  $F_2$  AABB segregates of  $396 \times 402$ .

even after repeated trials and extensive study, they could only be placed by guess. This state of affairs was not a particular class characteristic, but true of all. In order to be as accurate as possible, three separate classifications were made; one early one involving only a part of the population, and two later ones in which nearly all of the plants were considered. Those not included, were either destroyed accidentally or were not yet in bloom at the time of the last inspection, and as they were few in number, the absence of data from them is of no significance. Table 23 gives the results of the three classifications. I consider that of the second the most accurate, as most of the plants were in full bloom when this was made. Count 3 was taken later in the season, when many of the segregates possessed few flowers, but



numerous maturing seed capsules. Under the latter conditions neither the character fasciation (in floral expression) nor calycanthemy are expressed typically. This is especially true of the individuals of the Aa and Bb categories. Table 25 gives the character of the individuals of this  $F_2$  population, and enables one to note the fluctuation as regards each class. I consider the individuals of the classes AABB, AABb, AaBb, Aabb and aaBB to be the most accurately identified, and those of aaBb and aabb as probably the most inaccurately placed, as some of the former no doubt are AaBB and AaBb and some of the latter also are AaBb. But all the discrepancies between the actual and expected ratio cannot be accounted for by assuming preventable error to be the cause. The classes aaBb and aabb especially are too high to be explained in this manner, and in all counts the greatest discrepancy occurred in the class aabb. But the factor B was not causing the distortion of the ratio, for in a population of 469  $F_2$  individuals, 351 were abnormal (BB or Bb) and 118 normal (bb)<sup>1</sup>), a very close approach to the expected ratio. The factor A was causing the trouble as shown by the total number of abnormal (AA and Aa) to the total normal (aa) segregates. An examination of the whole  $F_2$  population as regards stem-fasciation gives an added basis for my statement. Table 25 gives the total fasciate-stemmed plants to those with normal stems, the proportion being about 1 F to 8.5 N., whereas theory demands 3 F:1 N, and at least \*119 (\*1 F:2 FN:1 N) plants fasciated enough in this structure to be easily distinguished, and twice that number with slightly altered stems. In making the observations, all plants showing the least indication of monstrous alteration in stems were included in the (F) class.

It is very evident in this hybrid population, that too many aa and not enough AA and Aa segregates were present to accord with theory. A glance at the nature of the characters present additional to those caused by factors A and B disclosed similar conditions to those found in the  $353 \times 301$  and  $301 \times 373$  populations. The two grandparental races differed by a large number of factors, and these were segregating. Height, leaf character, branched and unbranched habit, normal leaf number and numerous floral characters are a few of the more prominent, and as a consequence of this great shuffling of factors, the 477 segregates presented striking dissimilarities. Hardly two of the whole

---

<sup>1</sup>) Note second count.

lot, but were distinguishable by some character difference, and this population was by far the most variable of all those which I grew. In Table 25, some idea of the striking differences in height may be gained. The range is: aa segregates, 12.2—20.6 dcm.; AA and Aa segregates, 10.7—24.4 dcm. In leaf count, the aa class varied from 10 to 17; the Aa between 10 and 33, and the AA, from 14 to 85 leaves per plant. Fasciate-stemmed segregates are not confined to any particular type, but are present in a large number of the different character combinations, among them being dwarf individuals (9.15 dcm.) with only 15 leaves, and extremely tall plants with either few or many leaves. The correlation between height and number of leaves per plant was not marked. Branched fasciated stems appeared for the first time. The branching type had come from the 396 grandparent and the fasciated stem character of the 300—309 race had spread itself out over the three or four main branches, expressing itself even in the little twigs. This was a distinctly new type, and not a bifurcate or multiradiate fasciation. Other well defined types with fasciated stems occurred, and one of these, especially distinctive, gametically AAbb or AaBB, had a slender, unbranched, flattened axis bearing only 10 or 15 leaves. All types as described in Table 25, were selfed and much more light will be thrown on the subject by the  $F_3$  generation. Pending the growing of this, the explanation given for changes in dominance of A in the various  $F_1$  crosses, is presented to account for the unexpected distortion in the  $F_2$  ratios.

#### Discussion.

From the results of these three varietal crosses, together with the data from 9  $F_1$  hybrid families, it would appear that other factors must markedly affect the somatic expression of the factor A. And this may be so much modified that the intermediate expression of dominance in the Aa segregate may be changed to complete dominance of the normal (aa) condition, provided certain other unrelated, but interacting factors were present in the zygote. If this occurred, more segregates somatically normal would be expected in  $F_2$ , because heterozygotes of this kind could not be distinguished from aa plants, except through the breeding test. The failure of the factor A to alter the normal appearance of the stem can be accounted for in the same manner. It is very evident from the  $F_2$  results of the cross 304  $\times$  402, that when two homozygous pure lines differing in a single factor are crossed, the  $F_2$  individuals

of each apparent class will differ but very little from each other, and this slight difference may be described as the difference in external environment. On the other hand, when two homozygous pure lines<sup>1)</sup> differing in numerous factors are crossed,  $F_2$  individuals of each apparent class may express the character especially under observation in many distinct morphological forms, each of these changes in expression being the result of modification by other factor developments. Calycanthemy (B) is not so easily altered in its expression by changes in factorial complexes as is factor A.

## 6. Summary and conclusions.

The following conclusions may be drawn from this study:

1. According to the evidence already presented, the original plant which became the progenitor of this fasciated race, must have mutated from unknown causes, at or shortly after fertilization had taken place (somatic mutation in the embryo). For the reasons given in the body of this paper, the mutant is believed to have arisen in a homozygous condition as regards the factor A and upon self-fertilization to have bred true.

2. The Cuban variety of tobacco known as 402 in the B. I. of H. U. cultures is believed to differ from the *Nicotiana tabacum fasciata* race (300—309) only in the absence or presence of a single genetic factor (A). In all other respects, the two races in breeding tests give results that would lead one to believe them to be identical genotypes.

3. As a generality, *N. tabacum* varieties and races are held to be natural pure lines (as reported by Hasselbring) and to give uniform progeny in breeding tests of self-fertilized seed parents. Owing to cleistogamy and the consequent rarity of cross-fertilization, such pure lines, in the majority of cases, have bred true for thousands of generations. The sexually produced progeny of these *N. tabacum* homozygous pure lines, would differ in no way from the progeny that might be created by asexual methods such as cuttings.

---

<sup>1)</sup> In all the crosses of the fasciated race with normal varieties and species of *Nicotiana*, all the  $F_1$  generation plants of a given cross were practically uniform in appearance (height, flower-shape, and color, foliage and stem characters, etc.). This fact indicates these normal parents to have been practically homozygous genotypes. (See Tables.)

4. The race (300—309) is such a homozygous pure line because it has been propagated from seed obtained by selfing a single (original) plant, which is believed to have arisen or mutated by a single factor A from such a homozygous pure line.

5. The factor A of this race, in expressing itself somatically, when surrounded by its original gene complex (402) affects a large number of important plant organs. Prominent among these may be mentioned the stem, the leaf number and arrangement (phyllotaxy), the inflorescence and the flowers. The nature of this expression is held to be ontogenetically progressive, as the seedlings and the early juvenile stages do not show any distinguishing *fasciata* features. As the plants of this race progress toward maturity, the factor more and more implants its distinctive morphological characteristics upon the various organs, so that those which develop last, exhibit the greatest alterations. Hence, the last flower whorl laid down in ontogenetic development is the most altered from its normal expression by the factor A.

6. The hereditary nature of the fasciated condition has been tested by breeding large numbers of progeny from the seeds of a single selfed plant. In all cases, the character is constant in the sense that its extreme fluctuations do not approach the normal (402) condition near enough so as to call forth any question as to which is which when the two are grown together. In other words, all the progeny of selfed plants of this race express the character fasciation, as described under "materials" to some degree. Its fluctuation is largely "inherent" and not the result of the "external" environments under which the experimental cultures were grown. As no "atavists" appeared, the character is not "eversporting" in the de Vriesian sense.

7. The repetition in the number of organs, such as leaves, sepals, petals, stamens and ovary-locules is not a duplication of whorls (pleiotaxy) or of practically whole organisms, as the theories of some anatomists would seem to imply, and as de Vries suggests in explanation of his data on *Geranium molle fasciatum*. No evidence of congenital mechanical fusions is given by cross-sections of the mature stem. The different whorls in the flower appear to vary somewhat independently of each other, as the correlation in number of parts between those of a single flower is far from perfect, though probably exceeding 50 per cent. The progressive expression of the factor in its ontogenetic development may entirely account for this.

8. Under five distinct geographical and topographical environments, the characteristic expression of the fasciated race has remained qualitatively, but not quantitatively constant. One of these environments was characterized by impoverished soil, general cultural neglect, and over-crowding, but the plants, though dwarfed in the size of their leaves and stems, had flowers and stems of the prescribed abnormal type. From comparisons in leaf number, between individuals grown under different field conditions, it is believed that environment, especially the factor weather, is able to change their variability in number per plant. The change in number of floral segments may also be associated with climatic factors.

9. The 300—309 race is probably not as well “adapted” to different environments, as is the parent race from which it mutated. The few seed set by the original mutant might indicate that had it arisen under natural conditions, its ability to persist would have been very problematical. In the Harvard University cultures, the race is very fertile, though falling short in this respect when compared with 402. This means, that on a basis of fertility, the latter would be the more successful competitor in the struggle for existence. The modifications produced by a combination of the factor A, and certain environmental conditions would further cause this variety to be a losing competitor in the struggle with the normal, as under extremely favorable environmental conditions (for the factor A) very few flowers would develop and mature seed. As far as roots and general plant vigor are concerned, when placed under ordinarily favorable tobacco growing conditions, one race is no better equipped for existence than the other. Under many tropical environments, I have no doubt that the race, as now grown, would persist and compete successfully with many other plants for existence, if selfed seed were sown in such places.

10. The results secured from the selection experiment are only indicative and possibly may be interpreted as favorable to the idea of the creative power of selection. I prefer to interpret them as indicating the inability of selection to modify the fasciated character, so as to produce eventually a normal. The data are not conclusive, however.

11. The data from crossing a fasciated plant with a normal (402) plant demonstrated in a clear manner that the two races apparently differed only in the possession of a single unit factor A. The  $F_1$  was intermediate in character and the  $F_2$  gave abnormal (AA), heterozygous (Aa), and normal (aa) segregates in the ratio of 1 : 2 : 1 or 3 abnormals

to 1 normal. The three classes were clearly recognizable and very distinct, the heterozygote always being an intermediate. No segregation of other factors, which might have been hypostatic (as in Bateson's sweet peas) occurred. The total progeny of  $304 \times 402$  Aa plants gave an extremely close approximation to the theoretical expectancy.

Actual . . . 98 AA:192 Aa:103 aa; Total 393,

Theoretical . . 98 AA:197 Aa: 98 aa; „ 393.

12. Four generations of the cross ( $304 \times 402$ ) have been grown and the  $F_2$  segregates have all bred true to their respective character, AA plants producing always AA, Aa individuals always producing the original  $F_2$  ratio of 1:2:1, and aa plants always giving rise to aa progeny.  $F_2$  normal segregates and their  $F_3$  and  $F_4$  progeny have possessed two or three abnormal flowers. These, as pointed out in the body of the paper, may be interpreted by some biologists as evidence in favor of a theory of gametic contamination as opposed to that of gametic purity, because I have nothing better than casual observations to prove that the normal 402 plants have the same character in the same degree. This character is not hereditary in the strict sense, and upon the fixed unit factor conception, these slightly abnormal flowers may be explained as accidents in ontogeny.

13. The cytological investigations of the maturation phenomena in the anthers and ovaries of the pure abnormal (300—309) race showed numerous irregularities in the normal processes of reduction. Chromatin and cytoplasm were alike affected, and many of the pollen mother-cells were destroyed through the presence of factor A. Only a certain percentage of anthers and ovules are abortive, and this partial sterility is made good as far as seed production is concerned by the increase in the number of ovules and ovary-locules. In crosses with 402, the  $F_1$  plants show the same irregularities, but to a lesser degree and in a lesser number of anthers. The cytological observations on the  $F_2$  generation show that a perfect correlation exists between the gross morphological and cytological features of this fasciated race. The factor for fasciation then produces its abnormal effect even in the germ-cells, and this effect is subject to alteration in both somatic and germinal structures through changes in dominance. The same factor A expresses itself in the soma by altering the form of many of the characteristic organs, and in the germ-cells by destroying a certain percentage of cell materials, or by producing irregularities in their normal processes which ultimately cause their own destruction. Because of the  $F_2$  ratio

of this cross, it is held that only one factor is involved, and if that factor is present in a chromosome, it is in duplex condition in each  $2n$  cell and simplex in each  $n$  cell. All anthers and other organs are held to be gametically similar in such a race, and every cell, except for environmental modifications is identical with every other cell of the organism. Pollen mother-cells are identical as to factor composition and can differ from one another only in environmental modifications. Environmental conditions must be practically the same in the same anther and in all the anthers of a single bud. The questions then arise why the factor A is latent in some cells and patent in others, and why a certain definite percentage of each anther's pollen is not aborted rather than all of it, etc.<sup>1</sup>). From these data, one would find no support for the chromosome hypothesis of inheritance and in theory, there is directly opposing evidence.

14. Three other crosses were made, the  $F_1$  plants of which were fertile. One of these (301—1—5  $\times$  373) did not appear to differ much from 402 or 300—309 in factors affecting height, though in other respects the factorial complexes of the two varieties were very different. This was even more true of the varieties 353 and 396, as they were branching, shrubby, dwarf-statured plants. When crossed with 300—309 and the  $F_2$  generation observed, it was very evident that the latter variety differed from the two former in an exceedingly large number of characters (factors). The crosses of 396 with 301 demonstrated the extreme extent of these differences, as hardly any two plants were alike among the whole 477  $F_2$  progeny, and many of their distinguishing features were sharp and clear-cut genetic characters.

15. The ratio of abnormal to normal plants in these three crosses was very confusing, as in all cases, there was excess of "somatic" normals and this divergence from the theoretical expectancy increased as the apparent character differences between the two grandparents became more numerous. In 301—1—5  $\times$  373, the excess of normals above the expected was only 2.8 per cent; in 353  $\times$  301—1, the excess rose to 4.8 per cent, while in 396  $\times$  301 and reciprocal crosses, the increase in normals over the theoretical had mounted to 9.7 per cent

---

<sup>1</sup>) Attention is called to the similarity between the disturbances and modifications produced by the factor A, and that caused by certain parasite mutilations. All the experimental data are opposed to the theory that the factor A is an internal parasite foreign to the organism.

(second count) or 15.2 per cent on the basis of the third count. In each succeeding cross, the total number of  $F_2$  progeny grown was larger and the discrepancies between the actual and the theoretical ratios should have been less in the case of  $396 \times 301$  than greater. In addition to the discrepancies between the actual and theoretical ratios, the abnormal character was modified in its somatic expression to such a degree that it was very difficult to separate the three classes, AA, Aa and aa. Since going over my records, I think it would be impossible to classify them accurately except through breeding tests. Owing to the variable nature of dominance and recessiveness in these crosses, even the selection of the aa (normal) segregates became somewhat difficult, and no doubt the deficient number of abnormal plants (AA and Aa) in the actual ratio obtained, may be explained by my inability to distinguish properly between normal (aa) and Aa segregates. Variation in the expression of the abnormal character was extremely noticeable in all three of these crosses. The proportion of fasciate-stemmed  $F_2$  segregates to those with normal stems was respectively 1—5, 1—9 and 1—8.5. Many abnormal plants (AA) then were not characterized by fasciated stems. In the case of the cross  $304 \times 402$ , all the  $F_2$  AA segregates possessed the fasciated stem condition in varying degrees, but in some of the AA segregates of these other crosses, the stems were as normal as any normal tobacco plant's main axis well could be (Fig. 27). The explanation for this difference in the expression of the factor A appears to lie in the different nature of the gene complexes or genotypes. In  $304 \times 402$ , both parents appear to be genotypically alike except for the factor A, while in all the other crosses, it is evident that this was not the case. Factor A expresses itself as described under materials when in genotypical environment 304 and 402, but very differently under genotypical environments 373, 353, 396, etc., because it is modified in its somatic expression in all these environments. Taking 304 or 402 as the standard genotypical environment by which to compare the remainder and calling it  $X_1$ , the other environments may be referred to as  $X_2$ ,  $X_3$ , or  $X_1$ , etc. Under  $X_1$ , factor or gene A always gives a certain typical somatic expression, while under any other  $X$ , that somatic expression may or may not remain the same. Under  $X_1$  environment, no branched fasciations were produced, the ribbon-like linear expansion being characteristic only of the main axis, but in the cross  $396 \times 301$ , under  $X_n$  environment, segregate plants appeared expressing this anomalous condition in several



of their branches. And of these plants, some may be homozygous in enough of the factors which transmit the branching habit, that a constant race could be obtained. Again, under  $X_2$  genotypical environment, the factor A may not be able to express itself at all in the stem, and the abnormal floral and phyllotaxy conditions may be reduced, owing to the

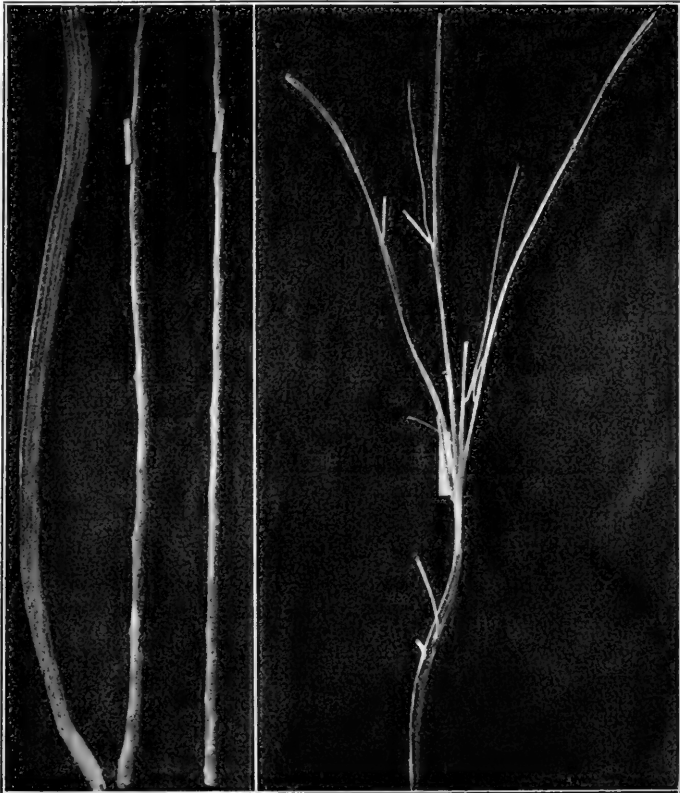


Fig. 27.  $F_2$  types of stems resulting from crossing the fasciated race with normal-stemmed races of *N. tabacum*.

presence of modifying factors in this gene complex  $X_2$ , that were absent in that of  $X_1$ . Hence among the  $F_2$  progeny of crosses  $353 \times 301$ ,  $396 \times 301$ , etc., plants segregated out which, judged by the expression of the factor A under  $X_1$  conditions, would be recorded as heterozygotes, yet they may be just as truly AA segregates, as any AA plants could be. Such a state of affairs causes extreme confusion in a study of

characters in heredity, but the phenomena are easily understood and more simply expressed when one can work with progeny, the male and female parentage of which is contained within the same plant. Under the conditions above mentioned, an  $F_2$  population such as ( $396 \times 301$ ) — 12 may contain: —

AA segregates resembling AA plants of  $X_1$  standard,

AA        "        "        Aa        "        "        "        "

AA        "        very nearly as normal as those aa plants of  $X_1$  standard which have two or three abnormal flowers.

AA segregates which have numerous new modifications in the expression of the factor.

Such an  $F_2$  may also contain:

Aa segregates resembling AA plants of  $X_1$  standard,

Aa        "        "        Aa        "        "        "        "

Aa        "        "        aa        "        "        "        "

Aa        "        with many new modifications.

One can readily see from this illustration the confusion which would ensue in attempting to classify such an  $F_2$  progeny. The study of this factor A and its expression in the „soma” under differing genotypical conditions is exceedingly complicated because it is capable of expressing itself as a modification in so many of the important plant organs. The study of a color character is much simpler, as I shall soon indicate.

16. Dominance and recessiveness, being regarded as characteristics of the environment (both genotypical and external) are expected to show a large degree of variation in a series of crosses such as the present investigation involves. A study of the  $F_1$  generation of four very distinct species crosses and three fairly distinct varietal crosses with the abnormal race (300—309) has fulfilled these expectations. All the species and varieties are normal as regards fasciation, except 324 and perhaps to a slight degree 396. When crossed with the abnormal (300—309) race, if other factors did not produce modifying effects, the  $F_1$  plants from these different combinations should all show the same degree of dominance and recessiveness. Such is not the case, however;  $F_1$  plants of  $301 \times 373$ , etc. are the most normal, followed by  $353 \times 301$ ,  $301 \times 353$ ,  $301 \times 396$ ,  $303 \times 327$  in the order named, through to  $332 \times 301$  or  $332 \times 303$ ,  $304 \times 402$ , and  $324 \times 301$ , which are the most abnormal. (Consult Tables 6—12.) The species crosses were all sterile. The  $F_2$  generation of all the varietal crosses further substantiated this

interpretation of the variableness in dominance shown in the plants of the different  $F_1$  families. It is not improbable that the  $F_2$  progeny of some of these species crosses, if they were obtainable, would represent plants of the constitution AA, which would promote or allow a very much greater abnormal expression than that of the standard  $X_1$  race (300—309). Theoretically, I should expect such segregates.

17. It is of interest to note the somatic effect when the factor A is present in simplex condition. Instead of a progressive increase in expression, as the plant approaches maturity, the factor seems to be unable to maintain its normal (under  $X_1$ ) rate of development after the first one, two, or three floral whorls are laid down in morphogenesis. As a consequence, the gynoecium does not usually show the most abnormal expression of the factor A in the eight or nine different  $F_1$  combinations grown. In 303—1—13  $\times$  327, the greatest alteration occurs in the corolla, the least in the calyx and the next to the least, in the gynoecium. Practically the same relationship between the different floral whorls and the somatic expression of A, is apparent in all the other  $F_1$  hybrid families represented in Table 13. The exceptions to this generalization are 324  $\times$  301, 304  $\times$  402 and 301  $\times$  396. The first combination does not follow the floral organs (see materials). The second case, 304  $\times$  402, is explained on the grounds of relationship, the gene complex in both races being extremely favorable to the normal expression of A. 301  $\times$  396 shows only a slight deviation from the general rule and is possibly due to error resulting from the manner in which the data from it were collected.

18. The origin of factor A could be pictured as either a loss or a gain in actual protoplasmic substance. It was either a sudden dropping out of something essential to normal development (402) or it may have been an abrupt change in the germ-plasm. As Morgan and others before him have suggested, changes in chemical configuration (isomerism) of protoplasm may account for the origin of new factors and such a conception is preferable to the idea of an actual protoplasmic loss. The *Nicotiana* factor A is both discontinuous in origin and in inheritance. Whatever be its germinal nature, it arose as a unit and is transmitted intact.

19. Calycanthemy (B) in crosses is transmitted as a single unit factor, giving in the progeny of an  $F_1$  Bb plant, segregates in the proportions of 1 BB:2 Bb:1 bb. When the calycanthemous and fasciated races are crossed, the resulting AaBb individuals show only

partial expression of the A and B factors. In  $F_2$ , the progeny are divisible into 9 gametic classes in the proportion of 1 AABB : 2 AaBB : 2 AABb : 4 AaBb : 1 AAbb : 2 Aabb : 1 aaBB : 2 aaBb : 1 aabb. These classes also represent the apparent or visible classes, because the heterozygotes are distinguishable from the homozygotes. In practise, accurate classification of the progeny into these classes was impossible, owing to the presence of modifying genes in the two grandparental races, which were also segregating in this  $F_2$ . The ratio of BB and Bb to bb individuals in this  $F_2$  was as accurate as was to be expected, but a great excess of apparently normal aa segregates occurred. Some of these undoubtedly belong gametically to the other classes. Calyc-anthemy is only slightly altered by the presence of modifying genes or ordinary changes in external environment. This is to be expected, when such a character is compared with one much more fundamental (in that it expresses itself by such numerous and far-reaching alterations) in the organism's life cycle, such as is true of fasciation.

## **G. General discussion, showing the bearing of these data on some of the more general problems of evolution and heredity.**

Under this heading, I wish to present certain general conclusions which my data, in my opinion, justify. The chief of these concerns the latent character hypothesis of the morphologists, in so far as it bears on problems of genetics and evolution. This conception, especially in the form presented by de Vries is not only confusing, but actually contrary to fact, as I have shown in the body of this paper. A further example will, I hope, make my previous contention clear. The character fasciation, as it occurs in *Pisum*, appears in at least two physiologically distinct forms. In *Pisum umbellatum* it is absolutely hereditary under the ordinary environments in which peas are grown. Lynch, Rimpau, Koernicke, Mendel, Lock, as well as myself, all vouch for this fact. Under these same conditions the ordinary varieties of peas do not possess this character. But in a case reported by Blodgett (Fig. 28), environmental phenomena induced this character in a variety of *Pisum* to the extent that not more than 10 per cent of the plants remained normal. This effect was distinctly an environmental one and was not hereditary in the absence of the inducing agent. Blodgett was not able to show

this by experiment but after carefully considering the data he gives as to its extent and origin, I think there is but slight doubt that had experiments been feasible, the results would have proved the truth of this assumption. A comparison of the photographs in Blodgett's paper with those of fasciation in *Pisum umbellatum* (Fig. 29) show the two forms of the character to be morphologically indistinguishable. In the presence of such data, the question arises, are we justified in speaking of fasciation



Fig. 28. Fasciation in *Pisum sativum* due to environment.  
(From photograph after Blodgett.)

as being latent in the normal peas, such as those reported by Blodgett? It is far simpler, it seems to me, to regard it as hereditary in both forms, for under the same conditions, it is reasonable to suppose that this particular variety of *Pisum sativum* would always produce the phenomena Blodgett observed. The interesting point is that there is a hereditary difference between *Pisum umbellatum* and all other peas, when all are grown under ordinary environmental conditions. In neither case is a character latent, but rather absent, as a character is just as much an effect of a specific environmental medium as it is an effect of a bit of protoplasmic material. With appropriate material and appropriate environment, this effect can always be produced,

if we are to believe what chemistry and physics teach us. A character is always the result, of a chemo-physical reaction and not a continuous entity existing from generation to generation. When a character is handed on from generation to generation, it is formed anew each time.

On this viewpoint, historical knowledge is the only criterion by which the newness or the oldness of a character may be established. Dominance has often been suggested (de Vries, Castle, etc.) as a



Fig. 29. Fasciated plants of *P. sativum umbellatum* arranged like Fig. 28 in order to show their close morphological similarity to those described by Blodgett.

means of distinguishing between old and new, progressive and retrogressive characters. But since dominance itself is an expression phenomenon, due to both environment and heredity, it must be dispensed with as a criterion. So that in the end, the primitiveness as well as the progressiveness of characters must be determined by palaeontological evidence and logic.

This brings us to a still more important point, i. e., to the question of the validity of the work of many morphologists who have drawn deductions as to which characters in certain groups are primitive and which are progressive. These deductions are not infrequently made

regardless of the very necessary support from evidence based on studies of fossils, and without paying due consideration to the effects of environment. For example, the character fasciation in peas, from the morphologist's viewpoint, is a single kind of character, for how are they to know, in the absence of experimental data, that there are, at least, two absolutely distinct forms of this character. Relatively speaking, perhaps these two forms of the fasciation character are even but remotely related. They differ as to cause and in behavior, but morphologically they are absolutely indistinguishable. If factors have a definite reality in the sense in which we think of the chemical atom, then probably a different combination of factors as well as of environmental phenomena are responsible for these two forms, just as the color, quality or character red, may be found in very distinct and relatively remotely related forms of mineral matter. And if the relationships of organisms cannot be judged by characters, how can one formulate a natural system of classification?

With the elimination of the latency conception from biological discussion, the various perplexing data on fasciation resolve themselves into an orderly and simple scheme.

From the standpoint of genetics, all fasciations may be divided into two classes; those inherited and those uninherited, the former due primarily to one or more genetic factors, the latter largely the result of external environmental conditions. The "half" and "eversporting" fasciated races of de Vries probably belong largely to the latter class. No necessity exists for and confusion results from maintaining the conception of "eversporting" fasciated races. Had the studies of de Vries been made at the present time rather than in the pioneer period of genetics, it is safe to say that this conception would never have arisen.

One may further deduce from this study of fasciation, certain conclusions regarding the phenomenon of dominance. Dominance and recessiveness in the case of the character fasciation is always dependent on the three elements held to be the basis of a character, — the primary factor or factor complex, the complex of all the other genetic factors constituting the total heritage of the organism, and the external environment. Changes in any one of these may give rise to a new character or modify an old one, the distinction between old and new being largely a matter of convenience, for, when a factor still retains its usual or common expression, except for slight modifications which do

not alter its distinctive features, it may still retain its old name, but when these changes in expression are so complete as to make their relation to the same factor unrecognizable, it were better to describe them as new. This interpretation is opposed to that conception of heredity which implies dominance to be a possession of the factor or factors primarily concerned in the inheritance of a character. On the other hand, it accords with and supports in every way, the fixed factor hypothesis of East.

### Literature Cited.

- Baker, R. T. and Smith, H. G., The Pines of Australia. Techn. Educat. Ser. No. 16, Dept. of Publ. Instruction, N. S. W., Australia (see illustration p. 333), 1910.
- Bateson, W., Mendel's Principles of Heredity. Cambridge Univ. Press, pp. 1—396, 1909.
- Blaringhem, L., Anomalies héréditaires provoqués par les traumatismes. Compt. Rend. Acad. Sc. **140**, 378, 1905.
- Blodgett, F. H., Fasciation in field peas. Plant World **8**, 170—177, 1905.
- Brévière, M., Extrait d'une Lettre de M. Brévière, de Saint-Saulge. Bull. de Soc. Bot. de France **28**, 5, 1881.
- Castle, W. E., The inconstancy of unit characters. Amer. Nat. **46**, 352—362, 1912.
- Church, A. H., On the relation of phyllotaxis to mechanical laws, III. Secondary growth phenomena. Oxford, 1905.
- Clos, D., Essai de tératologie taxinomique. Toulouse, pp. 1—80, 1871.
- Comes, O., Monographie du genre *Nicotiana*. Naples, pp. 1—80, Pl. 14, 1899.
- Compton, R. H., The anatomy of the mummy pea. New Phytologist **10**, 249—255, Fig. 1—4, 1911.
- Conard, H. S., Fasciation in the sweet potato. Univ. of Penn. Bot. Lab. Contrib. **2**, 205, 1901.
- Cook, M. T., Teratologia de la Piña. Tomado del Primer Informe Anual de la Estacion Central Agronomica de Cuba, pp. 244—247, Lam. 43—46, 1906.
- Costerus, J. C. and Smith Jr., J. J., Studies in tropical teratology. Ann. Jard. Bot. Buitenzorg, **13**, 97—118, 1896.
- Daniel, L., Jardin **18**, 268—270, 276—278, 1904.
- Darwin, C., Origin of Species, 6th ed. London, pp. 1—538, 1872.
- Variation of animals and plants under domestication, 2 vols. 1868.
- Darwin, F., The life and letters of Charles Darwin, 2 vols. London, 1887.
- Darwin, F. and Seward, A. C., More letters of Charles Darwin, 2 vols. London, 1903.
- Davenport, C. B., Inheritance of characteristics in the domestic fowl. Carneg. Inst. Pub. No. **121**, 1—100, Pl. 1—12, 1910.
- De Vries, H., Over de Erfelijkheid der Fasciatiën. Bot. Jaarboek **6**, 72—118, 1894.
- Sur la culture des fasciations des espèces annuelles et bisannuelles. Rev. Gen. de Bot. **11**, 136—151, 1899.



- De Vries, Die Mutationstheorie. Leipzig. 2 Bd., 1901—1903.
- Species and Varieties, their Origin by Mutation. Open Court Pub. Co., Chicago, pp. 1—847. 1906.
- The Mutation Theory. Open Court Pub. Co., Chicago, 2 vols, 1909—1910.
- East, E. M., The Mendelian Notation as a Description of Physiological Facts. Am. Nat. **46**, 633—655, 1912.
- Inheritance of Flower Size in Crosses between Species of *Nicotiana*. Bot. Gaz. **55**, 177—188, Pl. VI—X, 1913.
- East, E. M. and Hayes, H. K., Inheritance in Maize. Conn. Agr. Exp. Sta. Bull. No. 167 and Contrib. Lab. of Genetics, B. I. H. U. No. 9, pp. 1—142, Pl. 1—25, 1911.
- Emerson, R. A., Genetic Correlation and Spurious Allelomorphism in Maize. Ann. Rpt. Nebr. Agr. Exp. Sta. **24**, 58—90, 1911.
- Inheritance of Certain "Abnormalities" in Maize. Rpt. Am. Breed. Assoc. **8**, 385—399, 1912 a.
- Getting Rid of „Abnormalities" in Corn. Ibid. **8**, 400—404, 1912 b.
- Engler, A., Syllabus der Pflanzenfamilien. Berlin, pp. I—XXII + 256, 1909.
- Gerarde, J., The Herball of Generall Historie of Plantes, London, 1597, 1st ed., see pp. 323—325. See also pp. 1220 (Fig. 3)—1221, ed. of 1633.
- Godron, A., Melanges de Tératologie Végétale. Soc. Nat. des Sci. Naturelles Cherb. Mem. **16**, 81—127, 1871—72.
- Goebel, K., Organography of Plants. Clarendon Press, Oxford, 2 vols, 1900—1905.
- Gregory, R. P., The abortive development of the pollen in certain sweet-peas (*Lathyrus odoratus*). Proc. Cambridge Phil. Soc. **13**, 148—157, Pl. 1—2, 1905.
- Hasselbring, H., Types of Cuban Tobacco. Bot. Gaz. **53**, 113—126, Pl. IV—X, 1912.
- Hus, H., Fasciation in *Oxalis crenata* and Experimental Production of Fasciation. Rpt. Mo. Bot. Gard. **17**, 147—152, Pl. 17—19, 1906.
- Fasciations of Known Causation. Am. Nat. **42**, 81—97, 1908.
- Hus, H. and Murdock, A. W., Inheritance of Fasciation in *Zea mays* L. Plant World **14**, 88—96, 1911.
- Johannsen, W., Elemente der exakten Erblchkeitslehre. G. Fischer, Jena, pp. I—VI. 515, 1909.
- The Genotype Conception of Heredity. Am. Nat. **45**, 129—159, 1911.
- Kajanus, B., Über einige vegetative Anomalien bei *Trifolium pratense* L. Zeitschr. f. Abst. u. Vererb. **9**, 111—133, 1913.
- Kerner, A. and Oliver, F. W., The Natural History of Plants. London, 2 vols, 1902.
- Kidd, H. W., On fasciation. Science Gossip **19**, 196—198, 1883.
- Klebs, G., Über künstliche Metamorphosen. Abh. naturf. Gesell. Halle, **25**, 134, 1903—1906.
- The Influence of Environment on the Forms of Plants. Darwin and Modern Science, Cambridge Univ. Press, pp. 223—246, 1909.
- Knight, T. A., On cultivation of Cockscomb. Trans. Hort. Soc. of London, **4**, 321, 1822.
- Knox, A. A., Fasciations in *Drosera*, *Ibervillea* and *Cecropia*, *Torreya*. **7**, 102—103, 1907.
- Induction, Development and Heritability of Fasciations. Carneg. Inst. Pub. No. 98, 20 pp., 1 Textfig., 5 pl., 1908.

- Kraemer, H., Some notes on the modifications of color in plants. *Science*, n. ser. **29**, 828, 1909.
- Lamarlière, L. G. de, Sur la production expérimentale de tiges et d'inflorescences fasciées. *Comptes Rend.* **128**, 1601, 1899.
- Lock, R. H., Present State of Knowledge of Heredity in *Pisum*. *Ann. Roy. Bot. Gardens, Peradeniya, Ceylon* **4**, 92—111, 1908.
- Lynch, I., The Evolution of Plants. *Journ. Roy. Hort. Soc.* **25**, 34—37, 1900.
- Makousky, A., *Verh. Naturf. Ver. in Brünn*, **3**, 19, 1864.
- Masters, M. T., *Vegetable Teratology*. London, pp. I—XXXVIII + 534, 1869.
- Maiden, J. H., Personal letter. 1913.
- Mendel, G. J., Versuche über Pflanzen-Hybriden. *Verh. Naturf. Ver. in Brünn*, Bd. 10, Abh. p. 1, 1865.
- Molliard, M., Hypertrophie pathologique des cellules végétales. *Rev. Gén. de Bot.* **9**, 33, 1897.
- Cas de virescence et de fasciation d'origine parasitaire. *Rev. Gen. de Bot.* **12**, 323—327, 1900.
- *Comptes Rend. Acad. Sci. (Paris)* **139**, 930—932, 1904.
- Moquin-Tandon, A., *Éléments de Tératologie Végétale*. Paris, pp. I—XII + 403, 1841.
- Nestler, A., Untersuchungen über Fasciationen. *Öster. Bot. Zeitschr.* **44**, 343, 1894.
- Osborn, H. F., The Continuous Origin of Certain Unit Characters as Observed by a Paleontologist. *Am. Nat.* **46**, 185—206, 249—278, 1912.
- Owen, Fasciated medlars. *Gardener's Chronicle* **23**, 112—113, Fig. 21, 1885.
- Penzig, O., *Pflanzen-Teratologie*. Genua, 2 Bd., 1890—94.
- Petch, T., The physiology and diseases of *Hevea brasiliensis*. London, p. 240, 1911.
- Pulney-Andy, S., Branching Palms. *Trans. Linn. Soc.* **26**, 661, 1869.
- Reed, T., On Morphology and Physiology of Fasciated Seedlings. *Ann. Bot.* **26**, 388—402, 1912.
- Sachs, J., Physiologische Versuche über die Keimung der Schminkbohne. *Sitzungsb. d. k. k. Akad. d. Wiss. in Wien*, **37**, 57, 1859.
- Setchell, W. A., Studies in *Nicotiana* I. *Univ. Calif. Publications in Bot.* **5**, 1—86, Pls. 1—28, 1912.
- Shull, G. H., A New Mendelian Ratio and Several Types of Latency. *Am. Nat.* **42**, 433—51, 1908.
- Sorauer, P., *Handbuch der Pflanzenkrankheiten*. **1**, 334, 1906.
- Starr, F., (See *Trans. Acad. Sc., St. Louis* **9**, XX), 1899.
- Vasey, G., Fasciation in *Sophora secundiflora* Lag. *Bot. Gaz.* **12**, 160, Pl. X, 1887.
- Worsdell, W. C., Fasciation; Its Meaning and Origin. *New Phyt.* **4**, 55—74, 1905.
- White, O. E., The Bearing of Teratological Development in *Nicotiana* on Theories of Heredity. *Am. Nat.* **47**, 206—228, 1913.
- Studies of teratological phenomena in their relation to evolution and the problems of heredity. I. A study of certain floral abnormalities in *Nicotiana* and their bearing on theories of dominance. *Am. Journ. of Botany*, **1**, 23—36, Figs. 1—4, 1914.
- A new cytological staining method. *Science*, n. ser. **39**, 394—396, 1914.

## Tables 1—26.

Explanatory note. In the majority of these tables, the various races are cited by pedigree number rather than by name. The number and name are both given in the body of the paper under "materials and methods". Tables 21, 22 and 25, representing the character of certain  $F_2$  populations, were tabulated from selected plants and not taken from plant after plant as they stood in the row. These selected plants, however, represent practically all the various types that appeared. In all other tables of the same type, the plant numbers represent the plant populations as they stood in the row in the field-plots.

These tables are so constructed that a definite unprejudiced conception of the variableness of the expression of the fasciation factor may be easily gained. Take, for example, the character of plant number 1 in Table 6. 25 flowers were examined; 15 had 5 sepals, 9 had 6 sepals and one had 7; 8 had 5 petals, 11 had 6 petals and 6 had 7 petals; 10 had 5 stamens, 10 had 6 stamens, and 5 had 7 stamens; 12 flowers had 2 ovary-locules while the remaining 13 had 3. This plant was 19.0 dcm. high at maturity and had 27 leaves. The figures within circles ((14)) are floral leaf class range numbers placed thus to avoid lengthening the table. In tabulating the inheritance of calycanthemy, 0.0 represents absolute absence of this condition, 0.5, its presence on a portion of 1 sepal, 1.0, 2.0, 3.0, its presence on 1, 2 and 3 sepals.

Table I. Materials.

Designation	No. of Indi- viduals	Year	Grown at
Original Mutant (300)	1	1907	Alquiza, Cuba.
Dewey's Nos. 1—99 (E. 300—309)	99	1908	No. Bloomfield, Ct.
East's Nos. 300—309	148	1909	" " "
307 × 13—29 (402) F <sub>1</sub>	23	1909—10	Greenhouse, B. I. H. U.
304 × " " F <sub>1</sub>	23	1909—10	" " "
Pure strain (×) Fasciated, No. lost	22	1909—10	" " "
301—1 (Normal selection)	32	1910	B. I. H. U. Exper. Plots.
303—1 (Abnormal " )	36	1910	" " "
324 × 301 F <sub>1</sub>	14	1910	" " "
304 × 402 F <sub>1</sub>	39	1910	" " "
(304 × 402)—1 F <sub>2</sub>	66	1910	" " "
(301 × 332) F <sub>1</sub>	2	1910	" " "
(331 × 301) F <sub>1</sub>	1	1910	" " "
402	15	1910	" " "
332	18	1910	" " "
373	15	1910	" " "
353	18	1910	" " "
301—1	16	1911	" " "
303—1	16	1911	" " "
301—1—2 (Selection exper.)	66	1911	" " "
301—1—29 " "	69	1911	" " "
303—1—12 " "	65	1911	" " "
303—1—14 " "	39	1911	" " "
402	124	1911	No. Bloomfield, Ct.
(304 × 402)—1 F <sub>2</sub>	31	1911	B. I. H. U. Exper. Plots.
" " —1—6 Het. F <sub>3</sub>	42	1911	" " "
( " " )—1—7 Norm. F <sub>3</sub>	42	1911	" " "
( " " )—1—8 Abn. F <sub>3</sub>	41	1911	" " "
( " " )—1—10 Norm. F <sub>3</sub>	40	1911	" " "
( " " )—1—12 Abn. F <sub>3</sub>	40	1911	" " "
( " " )—1—14 Norm. F <sub>3</sub>	108	1911	" " "
( " " )—1—28 Norm. F <sub>3</sub>	109	1911	" " "
( " " )—1—31 Norm. F <sub>2</sub>	104	1911	" " "
( " " )—1—34 Het. F <sub>2</sub>	108	1911	" " "
301—1—1 × 353—3 F <sub>1</sub>	38	1911	" " "
353—3 × 301—1 F <sub>1</sub>	42	1911	" " "
301—1—5 × 373 F <sub>1</sub>	36	1911	" " "
303—1—24 × 332 F <sub>1</sub>	40	1911	" " "
303—1—13 × 327 F <sub>1</sub>	9	1911	" " "
402	—	1911	" " "
Transport	1797		

Table I. Materials, continued.

Designation	No. of Indi- viduals	Year	Grown at
Transport	1797		
353	—	1911	B. I. H. U. Exper. Plots.
373	—	1911	" " "
Greenhouse starvation cultures			
7 pots-survivors	98	1912	B. I. H. U. Greenhouse.
300 (Seed of original mutant)	33	1912	B. I. H. U. Exper. Plots (Poor soil).
301—1	5	1912	" " "
303—1	24	1912	" " "
304—1	23	1912	" " "
402—1	7	1912	" " "
373—1	6	1912	" " "
353—1	15	1912	" " "
(402—1 $\times$ 303—1—35) $F_1$	76	1912	" " "
(304 $\times$ 402)—1—6—2 Het. $F_4$	67	1912	" " "
( " " )—1—7—10 Norm. $F_4$	41	1912	" " "
( " " )—1—10—30 Novm. $F_4$	80	1912	" " "
( " " )—1—12—38 Abn. $F_4$	64	1912	" " "
*(304 $\times$ 402)—1—28—32 Het. $F_4$	78	1912	" " "
301—1—1 $\times$ 353—3 $F_1$	25	1912	" " "
(353—3 $\times$ 301—1)—12 $F_2$	227	1912	" " "
(301—1—1 $\times$ 353—3)—7 $F_2$	75	1912	" " "
301—1—5 $\times$ 373 $F_1$	33	1912	" " "
(301—1—5 $\times$ 373)—17 & —5 $F_2$	269	1912	" " "
Total	3043		

Fasciation  $\times$  calycanthemy

396		18	1910	B. I. H. U. Exper. Plots.
396 $\times$ 402 $F_1$		20	1910	" " "
396		3	1911	" " "
(396 $\times$ 402)—1 $F_2$		53	1911	" " "
396—1		25	1912	" " "
301—1—2—5 $\times$ 396—1 $F_1$		52	1911—12	B. I. H. U. Greenhouse & Exper. Plots.
301—1—3 $\times$ 396 $F_1$		11	1911—12	" " "
301—1—1 $\times$ 396 $F_1$		12	1911—12	" " "
396 $\times$ 301—1 $F_1$		10	1911—12	" " "
396—1 $\times$ 303—1—200 $F_1$		43	1912	" " "
(396 $\times$ 301—1)—10 $F_2$		135	1912	" " "
(301—1—2—5 $\times$ 396—1)—11 $F_2$		233	1912	" " "
(301—1—1 $\times$ 396)—12 $F_2$		109	1912	" " "
Total		724		



[illegible][illegible]

Table 2. Frequency distribution

Designation	Year Grown	Grown at	No. Plants	109	110	111	112	113	114
Original Mutant (300)	1907	Alquiza, Partidos, Cuba	1						
Dewey's Nos. 1-99	1908	(Shaded) Bloomsfield, Conn.	99						
East's Nos. 301-309	1909	" " "	148						
East's Plant $\times$ Progeny	1909-10	B. I. H. U. Greenhouse, Mass.	22						
301-1	1910	Experimental Plots, B. I. H. U.	32						
303-1	1910	" " "	36						
301-1-2-5	1911	" " "	4						
303-1-12-1911	1911	" " "							
303-1-200	1911	" " "							
(304 $\times$ 402)-1-12	1911	" " "	39						
(304 $\times$ 402)-1-8	1911	" " "	20						
(304 $\times$ 402)-1-12-38	1912	" " "	26		1				
304-1	1912	" " "	1						
301-1	1912	" " "	5						

Table 2. Frequency distribution

Designation	Year Grown	Grown at	No. Plants	139	140	141	142	143	144
Original Mutant (300)	1907	Alquiza, Partidos, Cuba	1						
Dewey's Nos. 1-99	1908	(Shaded) Bloomsfield, Conn.	99						
East's Nos. 301-309	1909	" " "	148						
East's Plant $\times$ Progeny	1909-10	B. I. H. U. Greenhouse, Mass.	22						
301-1	1910	Experimental Plots, B. I. H. U.	32						
303-1	1910	" " "	36						
301-1-2-5	1911	" " "	4						
303-1-12-1911	1911	" " "							
303-1-200	1911	" " "							
(304 $\times$ 402)-1-12	1911	" " "	39						
(304 $\times$ 402)-1-8	1911	" " "	20						
(304 $\times$ 402)-1-12-38	1912	" " "	26						
304-1	1912	" " "	1						
301-1	1912	" " "	5						







Table 5<sup>1)</sup>.

Frequency distribution of floral abnormalities per flower per plant in two generations of *Nicotiana t. calyciflora*.

Plant No.			396—1	396—2	Progeny of 396—1						
					1	2	3	4	5	6	
Sepals	Floral leaf class ranges	5 6	25	10	25	13	22	10	25	20	
Petals		5 6 7	24 1	9 1	25	12 1	21 1	10	25	20	
		Stamens	5 6 7	18 7	2 8	20 5	13	19 3	5 6	23 2	15 5
			Ovary-locules	2 3	25	10	25	13	22	10	25
Calycanthemy				0·0 1·0 2·0 3·0 4·0	   8 17	   6 4	  1 6 18	  12 1	  13 9	  4 6	  19 6

<sup>1)</sup> Table 4 next page.





Table 4 (continued). Range of variability in number of leaves, height, and number of floral parts  
per flower per plant in *Nicotiana t. fasciata* (301—1) (303—1).

303—1

Plant No.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	
Sepsals	4																																					
	5																																					
	6	3	11	4	2	6	6	6	8	12	3	9	3	10	2	2	7	4	5			4	2	2			3				3		1	1	1			
	7	7	6	11	12	12	13	16	9	9	7	15	11	14	11	7	11	13	12	14	6	13	8	8	15	8	14	13	9	10	8	8	14	8	16	13	10	
	8	12	6	4	9	5	3	3	8	8	6	6	4	7	2	15	11	3	6	6	2	4	1	6	6	4	4	2	1	9	9	12	7	9	1	9	6	
	9	3		2	1		1					1	1			1		2					4	4	1		1					1	1	1	1			
	10																							1	1	1												
	11																	1						2													1	
12																																						
Petals	4																																					
	5																																					
	6	1	2	2	1																																	
	7	3	13	12	6	5	10	14	9	7	9	13	4	2	7	4	8	10	9	13																		
	8	8	3	8	11	10	4	3	11	10	3	9	3	2	11	10	5	6	6																			
	9	10	3	2	4	7	5	2	2	4	5	3	3	2	3	6	11	4	4	3	5	2	1	4	5	4	2	6	2	2	3	11	2	3	5	5	3	
	10	2	2		3	1	4	1	1	1	5	3	10	1	3	1	1	1			2	1	2	1	2	1	2	1	1	1	1	1	1	1	2		1	
	11		2		1			2	1	1	1	1	6	3	1				3																			
	12	1																																				
	13																																					
	14																																					
	15																																					
	16																																					
	17																																					
Stamens	4																																					
	5																																					
	6	1	2	1	1	1																																
	7	4	11	12	9	8	10	15	8	6	7	12	4	2	11	3	5	12	8	11	3	10	8	2	13	3	11	6	7	9	13	4	10	11	14	13	16	
	8	8	9	5	8	10	8	5	4	7	6	4	7	3	1	3	12	8	5	6	5	2	4	3	9	2	9	10	3	10	7	11	10	9	1	7	5	
	9	7	1	1	1	2	2																															
class ranges																																						

class ranges

[illegible]

Table 6. Range of variability in height, number of floral leaves  
F<sub>1</sub> generation of (304×402) and

Plant No.		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
Sepsals	5	15	4	2	4	8	3	7	19		18	8	10	11	10	15	9	16	10	9
	6	9	10	8	16	10	7	9	6	11	6	9	12	10	9	9	13	8	8	9
	7	1	9	13	5	7	15	9		12	1	7	1	4	6	1	3	1	6	7
	8		2	2						2		1	2						1	
	9																			
	10																			
	11																			
Petals	5	8	1		1	2		1	13		6	2	5	2	2	7	2	5	1	2
	6	11	8	4	11	10	2	13	11	6	12	8	15	14	9	11	14	13	12	11
	7	6	14	20	13	12	22	11	1	19	6	14	5	9	14	7	9	7	11	11
	8		2	1		1	1				1	1							1	
	9																			
	10																			
	11																			
Stamens	5	10			1	2		4	14	1	7	2	5	3	2	6	3	3	1	3
	6	10	8	5	12	9	2	9	10	7	13	9	10	14	11	12	13	16	13	11
	7	5	15	20	12	14	22	12	1	17	5	10	7	8	11	7	6	6	10	12
	8		1				1					4	3		1					
	9																		1	
	10		1																	
	11																			
	12																			
Ovary-locules	2	12	1	1	3	6	4	2	12	3	8	6	9	6	5	10	4	5	9	3
	3	13	23	23	21	19	18	23	13	21	17	17	15	19	20	15	21	20	16	22
	4		1	1	1		3			1		2	1							
	5																			
	6																			
Leaf Count		27	25	26	26	26	27	26	27	26	25	25	26	25	25	26	26	28	26	24
Height (dcm.)		19.0	19.0	19.0	19.0	19.8	20.6	20.6	19.0	19.0	19.8	20.6	19.8	21.4	21.4	20.6	20.6	19.8	19.0	19.8



per flower per plant, number of foliage leaves per plant in an reciprocal ( $402-1 \times 303-1-35$ ).

20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	1 <sup>1)</sup>	2 <sup>1)</sup>
17	16	14	12	10	13	10	7	15	13	7	15	10	13	9	11	20	15	12		6	8
8	7	10	9	10	11	14	16	9	11	13	8	15	11	12	12	5	9	9	1	17	15
	2	1	4	4	1	1	2	1	1	5	2		1	3	2		1	4	12	1	2
				1															10	1	
																			1		
														1					1		
6	9	8	4		4	5	3	6	7	4	6	1	2	4	2	16	8	4		2	7
11	10	12	13	12	11	14	15	10	12	12	16	12	19	10	19	7	13	9		15	11
12	6	5	8	12	10	6	7	9	6	9	3	12	4	10	4	2	4	12	10	8	7
				1															6		
																			8		
																			1		
													(12)	1							
5	9	11	3		6	7	4	8	8	4	6	2	6	6	5	15	9	3		6	7
15	10	9	14	13	13	13	13	9	11	13	15	10	14	8	17	10	11	11		12	10
5	6	5	8	11	6	5	7	8	6	8	4	13	5	10	3		5	11	8	7	8
				1			1												6		
																			8		
																			2		
													(14)	1				(14)	1		
4	11	10	8	6	3	5	6	11	8	8	5	17	7	5	4	20	8	7		7	9
21	14	15	17	19	22	19	19	14	16	17	20	8	17	19	21	5	17	17	1	18	15
						1			1				1					1	13		1
														1					6		
																			4		
																		(11)	1		
25	25	26	26	21	25	26	25	26	25	26	27	24	24	25	25	24	26	25	30	27	32
19.8	19.8	21.4	19.8	21.4	20.6	21.4	21.4	22.1	21.4	22.1	21.4	21.4	22.9	18.3	22.1	19.0	22.1	21.4	19.8	18.3	21.4

<sup>1)</sup> Reciprocal.

Table 7. Range of variability in height, number of floral leaves per flower per plant, and number of foliage leaves per plant in an  $F_1$  generation of (301—1—5  $\times$  373).

Plant No.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36		
Sepals	5	24	18	17	20	19	21	16	23	17	20	21	20	20	12	21	22	22	23	20	17	18	16	23	21	21	20	20	19	21	23	21	17	13	22	23		
	6	1	6	7	5	5	4	8	2	8	4	2	3	5	12	3	3	3	2	5	8	5	8	1	3	3	5	5	6	4	2	4	7	11	3	1		
	7	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1			
	8					1																													1			
Petals	5	22	17	19	16	20	21	16	23	16	20	21	21	19	22	4	16	24	19	23	22	17	4	19	16	23	23	19	20	15	24	21	12	9	21	23		
	6	2	8	6	8	4	4	8	2	8	4	3	3	2	3	19	8	1	6	2	3	8	16	5	6	1	2	6	24	5	10	1	3	12	14	4	1	
	7	1			1	1				1	1	1	1	1	2	1	1					4	1	3	1			1				1	1	2	1	1		
	8							1															1															
Stamens	5	23	18	23	19	22	20	19	24	19	21	21	20	19	23	6	17	23	19	24	21	21	5	18	17	23	23	21	24	23	15	23	22	19	11	22	23	
	6	1	7	2	6	3	5	6	1	5	4	4	2	2	2	17	8	2	6	1	3	4	16	7	6	2	2	4	1	2	10	2	3	4	12	3	1	
	7	1							1			3		2		2						4		2									2	2	1	1		
	8																																					
Ovary-locules	2	25	24	25	25	25	25	25	23	25	25	24	24	25	21	24	22	25	25	25	25	22	25	24	24	25	23	25	25	22	25	25	25	18	25	25		
	3		1							2		1	1		4	1	3					3	1	1	1	1	2			3			6					
Leaf Count		28	28	28	30	30	29	32	26	30	31	(Taken 1911)																										
Height (dm.)		19.8	22.1	21.4	22.9	22.9	—	21.4	22.1	19.8	22.1	24.4	24.4	22.9	22.9	24.4	—	22.1	22.1	22.9	21.4	24.4	24.4	22.9	24.4	24.4	20.6	22.9	22.9	19.8	22.1	21.4	22.9	19.0	19.0	—		
Leaf Count		23	27	26	22	24	22	24	26	23	23	24	24	21	20	23	25	25	24	25	22	27	27	25	27	27	23	23	23	22	22	24	25	21	(Taken 1912)			
Height (dm.)		19.8	19.8	19.8	19.0	20.6	21.4	20.6	21.4	20.6	16.8	20.6	17.5	19.0	19.8	18.3	21.4	20.6	19.8	21.4	20.6	19.8	19.8	20.6	19.8	20.6	19.0	19.8	20.6	22.9	19.8	19.0	17.5	17.5	(1912).			

<sup>1)</sup> Taken from a different population of the same  $F_1$  family.

Table 8a. Range of variability in number of floral leaves per flower per plant in an F<sub>1</sub> generation of (301—1—1 × 353—3).

Plant No.		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																												
Sepals	4																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																		</

Table 8b. Reciprocal of the  $F_1$ 

Plant No.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
Sepals	4							1												
	5	21	18	18	14	21	15	18	21	11	8	16	19	14	17	14	18	19	12	20
	6	4	7	7	8	3	8	5	3	14	13	8	6	10	8	11	7	6	11	5
	7				3	1	2	2			3	1		1					2	
	8										1									
Petals	4							1												
	5	21	21	15	16	23	14	19	22	10	7	13	22	14	19	18	20	20	2	19
	6	4	4	9	7		10	5	2	15	13	11	3	10	6	7	5	5	9	5
	7			1	2	2	1	1			4	1		1					1	1
	8										1									
Stamens	4														1					
	5	21	23	18	16	21	17	16	24	13	9	15	22	12	19	20	21	21	2	21
	6	4	2	7	7	3	6	8	1	12	12	10	3	11	5	5	4	4	10	4
	7				2	1	2	1			4			1						
	8													1						
Ovary-locules	2	25	25	25	24	25	25	24	25	25	24	22	25	22	24	24	24	24	25	25
	3				1			1			1	3		3	1	1	1	1		

Table 8c. Range of variability in height and number of

Plant No.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Leaf Count	18	23	16	18	17	17	16	20	25	17	18	18	16	17
Height (dcm.)	12.2	14.5	13.0	14.5	15.3	15.3	14.5	15.3	16.8	16.8	16.8	17.5	15.3	14.5

cross tabulated in Table 8a.

21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42
15	20	15	16	18	20	17	20	18	20	15	15	13	20	14	17	22	16	18	13	18	20
9	4	10	8	7	5	7	4	7	5	10	10	10	5	11	8	2	9	6	12	6	5
1	1		1			1	1					1				1		1		1	
19	21	19	18	20	21	20	20	21	22	15	14	14	23	14	16	22	16	20	14	17	20
6	4	6	6	5	4	5	5	4	3	9	10	10	2	11	9	3	8	4	9	8	5
			1							1	1						1	1	2		
21	23	19	19	21	23	22	22	22	24	17	19	14	23	15	20	21	14	21	13	21	22
4	2	6	6	4	1	2	3	3	1	8	6	10	2	10	5	3	11	4	12	4	3
						1															
25	25	25	24	25	25	25	25	25	25	25	25	25	25	25	25	25	25	25	24	24	25
			1																1	1	

leaves per plant in an  $F_1$  generation of  $(301-1-1 \times 353-3)$ .

15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33
15	16	18	18	19	17	17	18	17	18	22	16	23	20	16	17	19	20	19
16.8	16.8	16.8	14.5	17.5	16.8	16.0	16.8	17.5	17.5	17.5	17.5	19.0	16.8	17.5	16.0	16.8	16.8	16.0

Table 9. Range of variability in height, number of floral plant in an F<sub>1</sub> generation

Plant No.																					
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20		
Sepals	5		4	1	7	5	8	2	1	1	4	9	5	3	3	3	10	2	2	14	12
	6	9	13	13	8	15	11	18	11	13	8	8	13	13	12	9	8	14	8	8	8
	7	15	6	11	8	4	6	3	13	10	12	8	4	7	9	13	5	9	13	3	5
	8	1	2		2	1		2		1	1		3	2	1		2				
	9																				
	10																		1		
Petals	Floral leaf class ranges																				
	5					1	3	1		1		3		1	1	3				5	6
	6	5	6	3	4	16	11	10	4	7	5	4	12	7	5	14	8	7	5	12	10
	7	16	14	21	16	8	10	11	19	16	19	18	10	14	17	8	15	18	17	8	9
Stamens	8	4	5	1	5		1	3	2	1	1		3	3	2		2		3		
	5			1	1	2	3	1		1	1	4	4		1	6	2	1	1	6	6
	6	5	5	5	8	14	11	11	6	8	4	7	10	9	8	10	9	9	3	12	11
	7	17	14	19	14	9	10	10	17	15	19	13	9	12	15	9	12	15	19	7	8
	8	3	6		1		1	3	2	1	1	1	2	4	1		2		2		
Ovary-locules	9																				
	2	11	9	10	13	11	14	11	13	13	12	12	16	8	12	19	11	17	15	15	21
	3	13	15	14	11	13	11	14	12	12	12	13	7	15	13	6	14	7	10	10	4
4	1	1	1	1						1		2	2				1				
Leaf Count		34	37	34	35	36	35	37	35	36	35										
Height (dcm.)		30.0	28.2	28.2	27.5	27.5	25.9	27.5	27.5	27.5	27.5	27.5	23.6	25.2	26.7	27.5	26.7	25.9	27.5	25.9	26.7

1) Poor soil. — Nos. 19—40. Plants tabulated later in the season. — Nos. 41—42. From

leaves per flower per plant and number of foliage leaves per  
of (303—1—24 × 332).

21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42
3	14	2	24	2	19	5	4	10	4	9	11	1	6	4	5	13	6	18	16	(4)1	
12	8	14		7	5	11	11	10	10	10	13	8	14	14	15	7	7	7	6	10	11
9	3	8		13	1	9	10	3	8	6	1	15	5	6	4	5	12		2	7	5
1		1	1	2				2	3			1		1	1				1		
				1																	
																				(4)1	(3)1
	9	5	18		7		1	1	1	3	3		2		1	6	4	13	11	7	9
3	9	18	6	3	13	8	3	9	3	9	13	8	11	6	9	8	8	11	11	13	14
19	7		1	20	5	17	21	12	19	13	9	14	12	19	14	11	13	1	3	4	1
3		2		2				3	2			3			1						
																(4)1					(4)1
	9		19		7	2		1	1	3	6	5	4		3	9	4	12	9	8	10
6	11	3	6	3	7	8	10	7	5	10	10	4	10	8	7	7	10	13	10	10	9
16	5	19		19	11	15	15	14	18	11	9	14	11	17	15	8	11		5	6	5
3		2		3				3	1	1		2							1	1	
		1																			
9	21	10	20	5	16	21	14	11	12	15	20	10	20	11	17	21	10	23	18	22	17
16	4	15	5	19	9	4	11	13	13	10	5	14	5	13	8	4	15	2	7	3	8
				1				1				1		1							
																				28	27
26.7	26.7	27.5	25.2	27.5	24.4	28.2	25.9	25.9	25.9	28.2	27.5	28.2	28.2	27.5	28.2	27.5	22.9	19.8	22.9	28.2	27.5
																	<sup>1)</sup>	<sup>1)</sup>	<sup>1)</sup>		

a different cross of these same species, grown in 1911.

Table 10. Range of variability in calycanthemy and number of families of (396 × 301—1)

Plant No.																					
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11 <sup>1)</sup>	12 <sup>2)</sup>	13	14	15	16	17	18	19	20		
Sepals	5	5	4	5	5	2	1	3		2	3	27	12		6	3	2	1	5	4	3
	6	1	3		1	3	3	3	5	3	2	13	13	6		2	3	5	2	2	3
	7						1		1			1	1			1	1		1		
	8															1	1				
Petals	5	5	4	3	5	2	1	5	1	3	3	31	11			5	4	1	5	4	2
	6	1	2			2	4	1	3	2	1	10	13	6	6	2	3	5	2	2	4
	7		1		1	1			2				2						1		
Stamens	5	6	7	3	6	5	5	6	3	4	4	38	22	6	6	7	5	6	8	5	6
	6								3	1		3	4				1			1	
	7																(12) <sub>1</sub>				
Ovary-locules	2	5	7	5	5	5	3	6	3	5	5	38	19	6	6	4	4	5	5	4	4
	3	1			1		2		3			3	7			3	2	1	3	2	2
	4																				
	5																1				
Calycanthemy	0.0	2			2	3						20	20	2	5	1			1	3	1
	0.5	2	5		1	1						8	3	3		2			2	3	1
	1.0	2	1	5	2	1	1	4	2	3	4	12	3	1	1	3	3	2	4		3
	2.0		1		1		4	2	4	2	1	1				1	2	4	1		1
	3.0																1				
	4.0																1				

<sup>1)</sup> 1 flower selected at random from each of 41 field-grown plants.<sup>2)</sup> Field-grown plants.



21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41 <sup>3</sup>	42 <sup>3</sup>	43 <sup>2</sup>
5 2	5 2	3 3	4 2	5 1	5 1	1 5	3 2	7 1	6	6	4 2	5 1	6	3 2 1	1 5	6	3 2	2 2	3	24 1	22 3	25
6 1	3 3	4 2	5 1	4 2	6	2 4	4 1	6 2	6	6	5 1	5 1	6	2 2 2	2 4	2	2 2	3 1	3	24 1	24 1	25
7	7	6	6	6	6	6	5	8	6	6	6	6	6	3 2 (8) <sub>1</sub>	5 1	6	5	4	3	25	24 1	25
6 1	7	6	6	5 1	6	6	4 1	6 2	6	6	6	6	6	3 3	4 2	6	5	4	2 1	25	25	24 1
5 1 1	3 1 3	 1 5	2 4  	3 1 2	4 2  	1  1 4	 2 2 2	2 3 1	3  3	2 3 1	1 5  	3  2	3 3  	2 3 1	1 3 5	1  1	4  1	1  2 1	1 1 1	24 1 3	16 6 3	8 3 9 4 1

Table 12. Range of variability in number of floral leaves per flower per plant in an F<sub>1</sub> generation of (324 × 301).

Table 13. Frequency distribution of number of floral leaves per flower in  $F_1$  crosses involving the factor A.

Pedigree No.	Kind of Structure	Floral leaf classes														Total of flower parts	No. of flowers	No. of plants	Mode	Ave.
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14					
324 × 301	Sepals					2	68	234	20	1						2225	325		7	6·85
	Petals						36	275	14							2253				
	Stamens					3	38	251	30	3						2267				
	Ovary-loc.	14	143	139		25	3	1								1163				
304 × 402	Sepals					431	411	158	22	1		1				5934	1025		5	5·79
	Petals					168	458	374	14	9		1	1			6422				
	Stamens					196	445	352	18	9	3				2	6397				
	Ovary-loc.	268	717	28		7	4					1				2869				
303—1—24 × 332	Sepals			1	1	286	428	276	32		1					6203	1025		6	6·05
	Petals				1	121	325	526	52							6657				
	Stamens				2	151	336	488	44	4						6628				
	Ovary-loc.	592	419	14												2497				
303—1—13 × 327	Sepals					47	50	6	1							585	104		6	5·62
	Petals					17	51	36								643				
	Stamens					27	40	37								634				
	Ovary-loc.	74	30													238				
301 × 396	Sepals					197	91	7	2							1596	297		5	5·37
	Petals					204	82	11								1589				
	Stamens					281	14		1				1			1509				
	Ovary-loc.	257	39			1										636				
301—1—1 × 353—3	Sepals				4	561	256	29								4560	850		5	5·36
	Petals					561	244	45								4584				
	Stamens				1	611	211	26	1							4515				
	Ovary-loc.	833	17													1717				
353—3 × 301—1	Sepals				2	700	300	22	1							5470	1025		5	5·34
	Petals				2	739	262	21	1							5430				
	Stamens				4	785	223	12	1							5371				
	Ovary-loc.	1009	16													2066				
301—1—5 × 373	Sepals					707	173	18	2							4715	900		5	5·24
	Petals					635	234	29	2							4798				
	Stamens				1	699	179	21								4720				
	Ovary-loc.	868	32													1832				

Total No. floral leaves 108,723 from 5551 flowers from 292 plants.

Table 14. Classification of progeny of  $F_1$ ,  $F_2$  and  $F_3$  heterozygotes of the cross (304 × 402).

Designation	Gen.	AA	Aa	aa	Total	Theoretical
(304 × 402)—1	$F_2$	12	33	21	66	16·50 : 33·00 : 16·50
(304 × 402)—1	$F_2$	5	19	7	31	7·75 : 15·50 : 7·75
(304 × 402)—1—6	$F_3$	11	19	12	42	10·50 : 21·00 : 10·50
(304 × 402)—1—34	$F_3$	27	54	28	109	27·25 : 54·50 : 27·25
(304 × 402)—1—6—2	$F_4$	22	26	19	67	16·75 : 33·50 : 16·75
(304 × 402)—1—28—32	$F_4$	21	41	16	78	19·50 : 39·00 : 19·50
Totals		98	192	103	393	98·25 : 196·50 : 98·25



[illegible]

Table 15 (continued). Range of variability in height, number of floral leaves per flower per plant and number of foliage leaves per plant in an F<sub>2</sub> generation from (304 × 402)—1.

Plant No.	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66
4			1				1			1	1																						
5			16				1	12	14	4	14	11	25	10	14	23	6	25	14	13	16	25	25	10	11	25					1		
6			7	7	7	17	9	9	10	9	10	12	13	8			12	11	12	8			14	13									
7		3	8	12	1	11	1	6	3	1	5	1	2	2	3		7			1			1	1									
8			4			4																											
9		8	9	5		2	1	7																									
10		9	2			1	1																										
11		11	1																														
12		12	2																														
13																																	
14																																	
15																																	
16																																	
17																																	
4																																	
5			5																														
6			2	18	6	20																											
7		10	8	2	6	1	9	7	4	4	2	5	5	8	6	1	9	18	18	17	5	25	2	5	24								
8		7	10	6	6	2	6	6	5	5							14	1	1	3			6	4									
9		9	1	4		2	7										1																
10		10	2			1																											
11		11	2			1																											
12		12	2																														
13		13																															
14		14	1																														
15		15																															
16		16	1																														
17		17																															
4																																	
5																																	
6																																	
7																																	
8																																	
9																																	
10																																	
11																																	
12																																	
13																																	
14																																	
15																																	
16																																	
17																																	
4																																	
5																																	
6																																	
7																																	
8																																	
9																																	
10																																	
11																																	
12																																	
13																																	
14																																	
15																																	
16																																	
17																																	

Class ranges

(25)1







[illegible]

Table 17. Range of variability in number of floral leaves, segregate plant (AA) and its F<sub>3</sub> gene-

Parent	Plant No.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
-1-12																	
2	Sepsals	5	1	3	1			1									
9		6	4	5	5	3	2	2	6	4	1	1	2	5	2	4	5
8		7	12	7	10	13	10	12	12	7	1	9	10	10	6	12	10
1		8	6	10	7	10	18	10	19	2	22	12	13	6	14	9	9
3		9	2		1	1	1				1	3		3			1
2		10															
		11													1		
		12			1		1										
		13															
		14															
		15				1											
		16					1										
		17															
		18															
7	Petals	4														1	1
2		5														3	2
2		6	1	2		1		1		1					4	3	2
2		7	7	7	6	6	5	7	3	7					10	9	10
6		8	10	9	10	8	10	12	12	5	17				5	4	
		9	2	2	2	4	5	5	5	2	5				3	2	
		10	2	3	2	3	5	4	5	6	2				7	2	3
		11	1		1	3		1	1						2	1	4
		12	1							2	1				1	1	2
		13	1	1													
		14															
		15				1											
		16															
		17													1		1
		18					1							1			
(21)		19															
(24)		20															
1	Stamens	5															
6		6		3	1			3									
6		7	12	7	11	7	11	6	3	12	2			1	6	1	2
1		8	6	8	6	7	2	14	14	1	17			2	11	4	6
2		9	1	3	1	2	1	2	1	1	4			2	1	1	3
		10	4	2	1	1	1	5	1	3	1			4	2	5	
		11			1	1	1	1	2	1				2	1	1	
		12	1		1	4	1			7	1			4	2	2	
		13			3	3	1							2	3	1	
		14		2	1	1	1			1				1	2	1	
		15	1				2										
		16															
		17															
		18															
		19										1		1			
(24)		20															
3	Ovary- locules	2				1											
5		3				10		3									
4		13	14	8	4	4	2	9	2	4	7			1	7	6	4
5		2	5	3	3	3	19	11	11	6	14			7	4	5	8
1		3	1	3	4	2	3	1	10	3	3			7	2	7	5
5		7	2	2	3	1	1		1	3	3			5	2	2	4
1		8	2		1					1	4			4	1	1	3
		9							1		1			1			
		10		1													
		11				2		1									
		12			1								1				
		13				1								1			
		14		1													
		15															
		16															
		17															
(21)		18			1												
80	Leaf Count	59	56	50	63	105	68	78	73	60	68	66	75	50	48	64	62
19.0	Height (dem.)	20.6	19.8	21.4	22.9	21.4	19.0	21.4	22.9	19.0	19.0	24.4	25.2	19.8	22.9	24.4	22.9

in height and number of foliage leaves in an  $F_2$  generation  
 ration progeny ( $304 \times 402$ )—1—12.

17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40
2 10 10 2 1	5 14 6	1 6 9 6 1 1	4 5 12 2 1 1	1 7 11 5 1	1 2 7 7 7	4 8 10 3	3 15 6 1	1 14 9 1	1 14 10	2 11 11 1	5 8 10 2	1 8 7 9	1 5 12 7	11 12 1 1	1 2 14 7 1	5 9 9 1 1	1 8 9 7	2 13 10	10 15	4 8 12 1	7 9 8 1	4 12 9	6 17 2
		1			1																		
7 10 2 1 1 2 1	4 4 12 2 2 1	3	6 5 7 1 1 4	6 11 5 2 1	1 3 6 1 2 2 6 1 1 1	1 1 5 7 2 1 2 2 1 3 1 1	4 13 5 2 1	4 16 4 1	1 3 4 3 6 1 3 3	1 7 10 4 2 2 2 3 1	7 7 6 2 2 1	1 7 8 1 2 2 3 1	1 2 9 6 6 1	3 12 8 1	2 7 5 6 2 2 1 1	1 2 9 9 8 3 2	1 8 11 4 1	1 8 12 3 3 1	5 12 4 3	4 12 7 1 1	2 10 2 2 5 3 1	6 15 3 1	10 9 5 1
1		1		(24) 1					1				(24) 1										
1 7 8 2 2 2 2	2 9 10 1 2 1	2 1	12 5 1 1 1 2 1	7 12 3 1 1	5 6 3 4 3 1 1 1 2	1 5 7 2 1 1 2	6 12 2 1	5 17 2	? 4 3 3 3	1 6 13 2	1 6 6 3 3 1 3	2 10 3 2 3 3 1	1 12 6 5 1	6 13 5	1 8 6 2 2 3 2 1	1 7 9 5 2 1	13 10 2	1 12 8 3 1	11 8 3 1	1 6 14 3	1 11 3 3	1 14 7 3	8 12 4 1
(22) 1			1		(24) 1								(22) 1			1							
10 7 3 3 2	10 10 2 2 1	4 7 2 1 1 2 2	15 3 3 1 1 2 1	1 18 3 1 2	5 8 2 2 4 3	1 2 10 3 2 1	1 10 9 1 1 3	18 6 1	? 1 4 7 2 4 5	12 7 4	1 5 11 4 1 2 1	7 9 3 6	2 12 9 2	1 9 10 4	3 10 3 5 3	1 11 9 9 3	14 10 1	1 16 8	1 9 11 2 1	1 6 15 2	2 10 6 1 3	1 8 13 3	11 14
		2 1 2 2			(32) 1				1	1				1							2		
59	45	74	55	59	108	96	65	36	54	84	79	52	52	55	58	60	68	53	49	54	70	55	?
22.9	21.4	20.6	24.4	24.4	22.9	19.0	?	19.0	19.0	19.8	24.4	21.4	24.4	19.0	19.0	21.4	22.9	21.4	21.4	22.9	21.4	21.4	?

Table 18. Range of variability in height, number of floral per plant in an  $F_3$  homozygous

Plant No.		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	
Sepals	Floral leaf class ranges	5	25	25	24	24	24	25	22	24	24	25	22	25	25	24	25	23	23	25
		6			1	1	1		3	1	1		3			1		2	2	
Petals		5	25	25	25	24	25	25	25	25	24	25	23	25	25	25	25	25	25	25
		6				1					1		2							
Stamens		5	25	25	25	24	25	25	25	25	24	25	23	25	25	25	25	25	25	25
		6				1					1		2							
Ovary-locules		2	All 2-loculed																	
		3																		
Leaf Count		25	22	24	23	20	21	21	23	24	23	22	22	23	23	23	23	22	23	
Height (dem.)		17.5	16.8	17.5	19.0	19.8	18.3	19.8	19.8	19.8	19.8	19.8	20.6	19.8	19.8	19.8	19.0	19.8	19.8	

Table 19. Similar to Table 18, but representing the parent (aa)

Plant No.		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17		
Sepals	Floral leaf class ranges	4												1						
		5	25	24	25	25	25	24	25	25	24	24	25	23	23	24	22	25	25	
		6		1				1			1	1		2	1	1	3			
		7																		
Petals		5	25	24	25	25	25	25	25	25	24	25	25	24	25	25	23	25	25	
		6		1							1			1			2			
Stamens		4														1				
		5	25	24	25	25	25	25	25	25	24	25	25	24	25		24	23	25	25
		6		1							1			1				2		
Ovary-locules		2	All 2-loculed unless																	
		3																		
Leaf Count		24	20	26	23	21	25	22	22	23	21	22	20	23	24	22	22	23		
Height (dem.)		17.5	16.8	19.0	18.3	16.8	18.3	16.8	19.0	18.3	18.3	19.0	18.3	18.3	20.6	19.8	19.0	19.8		

Table 20a. Ratio of abnormal to normal segregates in  $F_2$  generations from two distinct normal varieties crossed with the fasciated race.

Designation	Gen.	Classes			Total	Theoretical Expectancy
		AA	Aa	aa		
(301—1—5 × 373)—17 + —15	$F_2$	194		75	269	201.75 : 67.25
(353—3 × 301—1)—12	$F_2$	44	110	73	227	56.75 : 112.5 : 56.75
(301—4—1 × 353—3)—7	$F_2$	11	47	17	75	18.75 : 37.5 : 18.75
		212		90	302	226.5 : 75.5

leaves per flower per plant and number of foliage leaves  
population (aa) [(304 × 402)—1—7].

19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40
24	25	24	25	24	24	23	25	25	23	24	25	24	23	25	22	23	25	24	25	25	24
1		1		1		2			2	1		1	2		3	2		1			1
25	25	25	25	25	25	25	25	25	24	24	25	25	25	25	24	25	25	25	25	25	24
									1	1					1						1
25	25	25	25	25	25	25	25	25	24	24	25	25	25	25	24	25	25	25	25	25	24
									1	1					1						1

## All 2-loculed

23	24	26	25	23	23	23	22	23	23	25	23	23	24	21	24	23	24	21	—	21	23
19·8	19·8	19·8	19·8	19·8	19·8	19·8	19·8	20·6	19·8	19·0	19·8	19·8	19·8	19·8	19·8	19·8	19·0	19·8	—	19·8	20·6

character of the progeny of a different F<sub>2</sub> homozygote  
[(304 × 402)—1—10].

18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38
25	25	25	25	25	24	24	24	25	25	25	24	23	25	25	25	25	35	25	25	24
					1	1	1				1	1								1
25	25	25	25	25	25	24	25	25	25	25	25	25	25	25	24	25	25	25	25	25
						1									1					
25	25	25	25	25	25	24	25	25	25	25	25	25	25	25	25	1	35	25	25	25
						1														

otherwise noted

																24				
																1				
23	23	23	24	21	21	25	21	22	22	22	23	23	23	22	24	24	24	22	23	25
19·8	19·8	20·6	20·6	19·8	19·8	19·8	19·8	19·8	19·8	19·8	19·8	19·8	19·8	19·8	19·0	19·8	19·8	19·8	19·8	20·6

Table 20b. Ratio of fasciate-stemmed plants to normal-stemmed plants in the population noted in Table 20a.

Designation	Gen.	Classes		Total
		Fasciate-stem	Normal-stem	
(301—1—5 × 373)—17 + —5	F <sub>2</sub>	45	224	269
(353—3 × 301—1)—12	F <sub>2</sub>	26	201	227
(301—1—1 × 353—3)—7	F <sub>2</sub>	6	69	75

Table 21. Range of variability in height, number of floral per plant in an F<sub>2</sub> generation

Parents		Plant No.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
1-5	1-17	Sepsals	5	17		14	3	12	9	24		20	22	17	20	25	12	14	25	24	24
19	22		6	8	5	11	13	12	13	1	2	4	5	3	8	5	11	11		1	1
5	3		7		16		8	1	3		19	17					1				
			8		4		1				4	4					1				
			9																		
1			10																		
20	24	Petals	5	16		5	3		25			18	24	11	18	25	7	12	23	25	24
4	1		6	9		18	5	7		1	7	6	1	11	7		14	12	2		1
			7		10	2	20	6	14		22	1		3			3	1			
1			8		13		3	6	3		13	3					1				
			9		1			2			3										
			10					1	1		1										
		Stamens	11				2														
			12																		
			13		1																
22	23		5	19		12	3		25			18	24	14	22	25	10	15	23	25	25
3	2		6	6		11	5	6	11		1	7	1	9	3		12	8	2		
			7		13	2	13	6	6		6	20		2			1	2			
		Ovary-locules	8		7		3	2	6		13	4									
			9		3		3	4	1		3										
			10		1		1	4			1						1				
			11						1		1						1				
			12								1										
			13	(15)	1																
25	22	Leaf Count	2	25		22	3	7	3	25		2	23	25	22	21	25	15	17	24	25
	3		3		7	3	10	10	17			14	2		3	4		7	8	1	
			4		12		9	2	4		3	9					1				
			5		4												1				
			6				1	4			2										
			7				1	2			2										
		Height (dem.)	8		2		1		1		1						1				
			9																		
			10																		
			11																		
			12																		
			13																		
30	—	Leaf Count	43	46	26	43	46	19	16	22	38	27	25	24	30	16	46	22	18	18	20
22-9	—	Height (dem.)	20-6	24-4	19-8	19-0	22-9	19-8	19-8	16-8	20-6	19-8	19-0	19-8	21-4	19-0	19-8	21-4	19-8	19-8	19-8



[illegible]



floral leaves per flower per plant and number of foliage leaves  
 [(301—1—5 × 373)—17 and —5].

59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80	81	82
25	11	9 6 8 2	13 10 2	14 10 1	25	1 8 16	25	5 16 3 1	15 9 1	25	10 2	23 2	18 7	17 8	17 3 5	1							
25	11	3 8 10 3 1	2 16 7	6 12 7	25	2 3 18 2	25	1 6 17 1	15 10	25	2 3 5 2	23 2	21 4	19 6	18 6 1	2 6 9 1 1 1							
25	11	2 8 12 2 1	3 14 8	12 11 2	25	8 15 1 1	25	2 10 13	19 6	25	1 7 2 2	24 1	21 4	22 3	16 4 4 1	2 7 8 1 1 (15) 1							
25	11	7 11 5 1* 1	11 14	24 1	25	8 16 1	25	16 9	24 1	25	11 1	25	23 2	25	21 2 2	1 13 5							
24	16	31	26	29	18	38	23	19	25	16	33	27	28	26	24	70	25	121	87	70	70	111	40
18.3	15.3	21.4	23.6	20.6	18.3	18.3	19.8	18.3	18.3	19.8	19.8	21.4	20.6	19.8	21.4	18.3	26.7	22.9	16.0	21.4	23.6	20.6	22.9

Table 22. Range of variability in height, number of floral per plant in an  $F_2$  generation

Plant No.	1	2	3	5	6	7	8	10	11	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	24	25	25.5
Sepals	5	24	8	6	24		12		11			17	9	1	3	9	19	23	2	3	11	2
	6	1	13	10	1	3	3	10	12	3	1	6	15	2	9	12	6	2	12	10	9	21
	7		4	9		17	22	3	2	12	15	1	1	20	12	4			11	12	5	1
	8					5			22	10	9				2	1						1
	9																					
	10											1										
Petals	5	23	7	6	24		8		11			11	9		4	5	17	24	1	2	14	
	6	2	14	10	1	2	13		12	4	1	12	12	2	10	14	8	1	9	8	8	2
	7		4	9		20	23	4	2	9	12	1	4	19	11	2			15	15	3	19
	8					2	2		16	8	8			3		1						1
	9					1			5		3	1		1								1
	10								1	4	3											1
	11										1											1
	12																					
	13							1														
	14																					
Stamens	5	24	6	9	24		9		20	1		12	14		4	14	19	25	2	1	16	
	6	1	13	15	1	5	12	1	5		1	11	9	6	12	8	6		9	9	9	2
	7		6	1		13	21	4	4	12	16	1	2	16	8	3			13	14		18
	8					6	4		6	6	5			3	1				1	1		
	9								10	5		1										2
	10								3	1	2											1
	11								1		1											2
	12																					
	13																					
	14					1																
Ovary-locules	2	25	14	18	25	2	23		24	1		23	24	10	10	18	25	25	12	11	19	
	3		11	7		17	13	2	1	12	8	1	1	14	15	5			13	14	6	19
	4					5	10		7	12	13			1		1						1
	5					1	1		14		3	1				1						1
	6						1		3		1											2
	7								1													
	8																					2
Leaf Count	13	22	38	16	20	23	16	46	23	28	21	24	17	35	18	34	13	28	19	21	32	42
Height (dec.)	16.8	16.0	10.7	17.5	17.5	16.0	18.3	21.4	22.1	19.0	16.0	20.6	16.0	21.4	18.3	19.8	15.3	22.9	15.3	18.3	19.8	23.6

leaves per flower per plant and number of foliage leaves  
from (353 × 301) and reciprocal.

26	27	28	30	31	32	33	34	35	35.5	36	38	39	40	41	42	43	44	45	46	48	49	50	51
3 6 15 1	21 2 2	25	17 8	5 17 3	11 5 8 1	12 11 1		7 15 2 1		11 12 2	25	6 17 2		24 1	2 9 10 3	2 13 10		1 8 12 4	24 1	16 7 2	1 8 13 3		
6 7 11 1	20 3 2	25	18 6 1	6 15 4	11 10 4	18 6 1		9 10 6		18 6 1	25			24 1	1 2 11 6				24 1	16 8 1	1 2 15 7		
7 11 7	23 2	25	18 6 1	7 13 4 1	18 6 1	23 2	3 4 17 1	7 13 5		22 3	20 5	25		25	2 11 11	9 12 4		1 3 8 5 6 1	25	20 4 1	1 2 16 5 13 1		
22 3	23 2	25	20 5	21 3 1	20 5	25	6 18 1	24 1 15 9 1		23 2	25			25	2 16 7	25	10 14 1	4 9 2 4 5 1	25	25	6 18 1	4 17 3 1	
17	27	18	14	19	17	20	41	15	42	28	17	27	27	20	61	16	22	38	15	32	33	16	24
17.5	21.4	19.0	15.3	16.0	13.7	15.3	20.6	10.7	21.4	20.6	21.4	18.3	20.6	21.4	24.4	16.8	20.6	22.9	16.0	22.1	19.0	16.0	19.0

Table 22 (continued). Range of variability in height, number of per plant in an F<sub>2</sub> generation

Plant No.	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	
Sepals	5	15	25	25		6		5	7			25		25		24	17		25		4	19	
	6	9			3	5	3	10	11	1	1		3		3	1	8	1		1	11	5	
	7	1			15	4	22	10	7	8	19		18		12			5		8	10	1	
	8				6					16	5		4		9			19		15			
	9				1										1								
	10																		1				
Petals	5	16	25	25	24	1	2		5	6		25		25	4	25	18		25	1	4	21	
	6	8			1	1	7		7	12		2		4		4	7			5	11	3	
	7	1				14	6	22	13	7	8	21		17		17		2		10	10	1	
	8					8		3			13	2		4		2				7			
	9				1						3							22		1			
	10										1							1					
	11															2							
	12																						
	13																			1			
	14																						
Stamens	5	17	25	25	24		4		6	9		25		25	1	25	20		25	3	5	21	
	6	7			1	4	5	1	7	15		5		3	2		5			8	12	3	
	7	1				11	6	21	12	1	6	18		16	9			10		10	8		
	8					4		1			10			6	6			13		3		1	
	9				6			1			3	1			4			2					
	10							1			3	1			1								
	11										1				1								
	12										1												
	13										1												
	14															1							
																			(16)	1			
Ovary-locules	2	24	25	25	25	1	4		14	23		9	25		25		25	25		25	10	21	24
	3	1				10	11	15	11	2	8	13		13		3			11	12	4	1	
	4					12		10			12	2		11		15			13	2			
	5					2					4	1				4			1				
	6															2							
	7															1				1			
	8																						
Leaf Count	29	22	20	14	21	12	42	16	24	19	37	15	24	15	64	21	23	22	27	43	37	17	
Height (cm.)	19.8	21.4	20.6	18.3	14.5	14.5	16.0	13.7	19.0	16.8	22.1	16.8	13.7	18.2	22.1	22.9	16.0	18.3	20.6	16.0	22.9	16.8	

75	76	77	78	79	80	81	82	83	84	85	86	87	89	90	91	92	93	94	96	97	98	99	101
5 11 7 2	4 14 7	10 15	17 8	25 2 10 12 1	2 4 13 8	25 20 5	25 24 1	6 12 13	25 21 4	25 22 1	15 8 2	7 16 2	25 25	12 11 2	24 1	4 16 5							
1 4 17 2 1	2 17 6	13 8 2 2	12 8 5	25 1 11 12 1	4 14 4 3	25 13 10 2	25 25	1 12 12	2 15 7 1	25 21 4	25 18 6 1	15 10 3 17 5	25 25	13 11 1	25	2 16 5 2							
1 6 16 2	3 19 3	8 11 4 1 1	13 6 6	25 1 12 11 1	5 15 5	25 12 11 2	25 25	2 19 3 1	3 11 6 1 2 1	25 21 4	25 21 4	16 7 2 2	1 22 2	24 1	25 14 11	25 3 13 5 4							
8 17	1 12 12	1 16 5 2 1	24 1	25 10 15	1 14 8 2	25 25 25 25	2 18 3 4 1	25 25 25	22 3	21 4	20 5	25 25	21 4	25	17 5 3								
15	20	71	19	19	18	26	14	19	16	17	26	23	20	18	14	15	15	19	24	18	83	17	24
13·0	13·0	22·9	17·5	18·3	13·7	14·5	15·3	20·6	16·0	16·8	13·0	22·9	19·8	17·5	15·3	11·4	15·3	13·7	18·3	16·0	24·4	17·5	17·5

Table 23. Frequency distribution of segregate classes in an  $F_2$  generation from  $(301 \times 396)$  and reciprocal.

Designation	Count	AABB	AABb	AaBB	AaBb	AAbb	aaBB	aaBb	aabb	Total	Total No. of Plants
$(301-1-1 \times 396)-12$	1	1	5	9	21	1	12	6	14	18	87
	2	2	12	11	19	1	18	9	20	16	108
	3	3	11	6	18	8	11	8	19	23	107
$(301-1-2-5 \times 396-1)-11$	1	3	13	29	79	3	21	12	33	18	211
	2	7	24	24	68	5	25	13	43	21	230
	3	8	28	11	51	5	35	20	48	29	235
$(396 \times 301-1)-10$	1	3	6	18	37	2	9	7	27	12	121
	2	5	14	16	37	3	15	8	19	14	131
	3	5	14	14	39	3	13	6	22	15	131
Total Theoretical Theoretical Ratio	2	14	50	51	124	9	58	30	82	51	469
	3	16	53	31	108	16	59	34	89	67	473
		29.56	59.12	59.12	118.24	29.56	59.12	29.56	59.12	29.56	473
		1	2	2	4	1	2	1	2	1	16
		Abnormal		Normal		Total		Theoretical Ratio			
Calycanthemum $\times$ Normal ( $B \times b$ )	2	351 B		118 b		469			351.75 B; 117.25 b		
	3	331 B		142 b		473			357.75 B; 119.25 b		
Fasciation (A) $\times$ Normal (a)	2	306 A		163 a		469			As above		
	3	283 A		190 a		473					

Table 24. Fasciate- to normal-stemmed plants in an  $F_2$  population from  $(396 \times 301)$  and reciprocal.

	Designation	Fasciated	Normal	Total
1 st count	$(301-1-1 \times 396)-12$	12	97	109
	$(301-1-2-5 \times 396-1)-11$	26	207	233
	$(396 \times 301-1)-10$	8	127	135
Total 1 st count		46	431	477
Total 2nd count		50	427	477
Total 3rd count		50	427	477
Total Count by alterations in normal phyllotaxy		55	422	477

Table 25. Character of an  $F_2$  population [(396  $\times$  301)—12], [(301—1—2—5  $\times$  396—1)—11], [(396  $\times$  301—1)—10], as regards variability in height, number of floral leaves per flower per plant, number of foliage leaves per plant and the presence or absence of calycanthy.

Class	AABb														AABb													
	9	25	32	41	46	49	52	61	65	5	14	19	20	26	30	31	35	38	39	44	54	59	66	70	71	72	74	class ranges
Sepals	5	1	5	3	1	1	16	6	1	2	1	1	2	8	2	1	1			3	3	2	3	2			12	
	6	4	7	10	22	5	8	8	17	10	4	1	5	10	5	17	5			4	10	2	4	9	1	5	11	
	7	13	12	5	2	6	1	7	6	9	17	10	15	6	10	6	17	5	15	13	12	16	13	13	8	19	1	
	8	3	1		8	1		4	1	3	3	7	3	1	8	1	7	17	9	4		7	5	5	10	1		
	9				3	1												2		1					3	2		
	10	1																	1						2			
	11																								1			
	12	2																										
	13	1					(14)	1		1																		
Petals	3			1																								class ranges
	4			2																								
	5	5	18	9	18	4	3	8	9	9	2	6	2	11	7	1	2			2	7	8	3	2			2	
	6	9	6	4	4	1	15	5	9	12	9	12	8	10	7	15	11	4	3	7	7	7	10	10	1	1	6	
	7	6	6	6	6	1	2	4	3	2	12	12	14	4	3	8	2			3	5	15	6	9	11	12	10	
	8	3	1			1	3	3	3	1	3	6	3	1	1	1	1			5	5	7	1	1	2	5	4	
	9					1	5	5	1	1	1	2	1	1	1	1	4	1		6	4	1	1	2				
	10						1	5	1	1	1	2	1	1	1	3	3			2								
	11						1	1										1										
	12																		1									
	13																											
Stamens	14	1																							1			
	15																											
	16																											
	17	1																										
	4			1			3	4	5	1	4		1	8		1	1			1	2	2	2	4		2	13	
	5			6			13	5	15	7	7	6	4	9	6	4	7	3		2	5	12	2	6	1	9	9	
	6						8	3	5	6	4	8	7	7	5	8	5	17	3	2	8	4	4	4	12	9	1	



[illegible]

Table 25 (continued 1). Character of an  $F_2$  population  $[(396 \times 301) - 12]$ ,  $[(301 - 1 - 2 - 5 \times 396 - 1) - 11]$ ,  $[(396 \times 301 - 1) - 10]$ , as regards variability in height, number of floral leaves per flower per plant, number of foliage leaves per plant and the presence or absence of calycanthemy.

Class		AaBB				AaBb								AAbb				Aabb									
Plant No.	16	22	14	15	25	3	4	6	7	10	21	28	42	53	58	73	40	47	51	12	13	33	43	48	56	69	
Sepsals	5	23	14	15	25	7	13	1	18	16	4	6	1	1	11		3	5	8	1	9	14	12	12	8		
	6	2	11	9		12	11	4	6	7	9	13	2	4	13	2	3	8	14	17	13	6	13	11	15		
	7			1		6	1	12	1	2	8	4	18	16	1	17	9	12	3	7	3		2	2			
	8							7			4	2	4	4		6	11	13									
	9							1									1	4									
	10																										
	11																1										
Petals	12																										
	13																										
	14																										
	15																										
	16																										
	17																										
	3				2																						
	4																										
	5																										
	6				1																						
	7	24	24	21	4	1	7	14	1	22	23	1	14	4	3	13	5	4	13	18	9	2	18	16	21		
	8	1					15	9	1	3	1	6	8	15	11	10	10	2	5	10	4	6	7	3			
	9							2	13			10	2	5	8	2	16	7	2	2	7	1	1	1	1		
	10							5	4			5	1		3		4	2	13	2							
	11							1				1		1			2	2	1								
	12											1						3	6								
	13																	6	1								
Stamens	14																	1									
	15																										
	16																										
	17																										
	4																										
	5																										
	6																										
	7																										
	8																										
	9																										
class ranges																											

class ranges

[illegible]

Table 25 (continued 2). Character of an  $F_2$  population [(396  $\times$  301)—12], [(301—1—2—5  $\times$  396—1)—11], [(396  $\times$  301—1)—10], as regards variability in height, number of floral leaves per flower per plant, number of foliage leaves per plant and the presence or absence of calycanthemy.

Class		aaBB					aaBb					aabb									
Plant No		8	15	17	63	18	23	24	45	57	1	2	11	29	34	37	55	60	62	75	
Sepals	5	20	24	22	20	25	23	23	23	25	24	25	25	23	25	23	25	25	25	25	
	6	5	1	3	5		1	2	2		1			2							
	7						1														
	8																				
	9																				
	10																				
	11																				
	12																				
	13																				
	Petals	3	1			1	25	23	25	25	25	24	25	25	24	25	23	25	25	25	25
		4										1									
		5	22	25	24	10															
		6	2		1	13		2							1						
7					1																
8																					
9																					
10																					
11																					
12																					
13																					
14																					
15																					
16																					
17																					
Stamens		4	10	11	1	3	25	25	25	25	25	25	25	25	25	25	23	25	25	25	25
		5	14	13	23	18															
	6	1	1	1	4																
	7																				
	8																				
	9																				
	10																				
	class ranges																				

class ranges

[illegible]

## Referate.

**Lang, Arnold.** Die experimentelle Vererbungslehre in der Zoologie seit 1900. Ein Sammelwerk und Hilfsbuch bei Untersuchungen. Erste Hälfte gr. 8°, 892 S., 244 Textfig., 4 Taf.

Leider ist es Arnold Lang nicht mehr vergönnt gewesen, die Fertigstellung des hier zu besprechenden großen Handbuches zu erleben. Diesem Buche, dessen zweiter Band beim Tode seines Verfassers im Manuskript ebenfalls nahezu fertig vorlag und, wie ich von der Verlagsbuchhandlung höre, in absehbarer Zeit erscheinen wird, hat Lang die letzten sechs Jahre seines Lebens fast ausschließlich gewidmet.

Das Werk besteht im wesentlichen aus zwei Teilen. Der erste, kürzere Teil (S. 1—464 des I. Bandes) enthält eine sehr eingehende, mit ausgesprochenem erzieherischem Geschick klar und faßlich geschriebene Darstellung der allgemeinen Vererbungslehre. Der zweite Teil, der die zweite Hälfte des ersten Bandes und den ganzen zweiten Band einnimmt, enthält in systematischer Anordnung, mit den Säugetieren beginnend, eine kritische Zusammenstellung alles dessen, was über Vererbung für die einzelnen Gattungen und Arten des Tierreiches bis 1912 bekannt geworden ist. Wer weiß, wie viel in den letzten 10—12 Jahren auf diesem Gebiete gearbeitet und wie viel mehr noch geschrieben und gedruckt worden ist, der wird die Riesenarbeit zu würdigen wissen, die Lang geleistet hat. Man wird künftig, wenn man sich über den Stand der Vererbungsforschung in einer Tierart unterrichten will, in den meisten Fällen für alle Literatur vor 1912 sich auf Langs Handbuch beschränken können, das somit ein ganz unentbehrliches Nachschlagewerk darstellt.

Der vorliegende erste Band umfaßt die Nagetiere, Carnivoren und Ungulaten.

Baur.

**Fürst, Th.** Untersuchungen über Variationerscheinungen beim *Vibrio* Finkler-Prior. Archiv zur Hygiene 83, 1914, S. 350—392.

Die Arbeit von Fürst hat für die Lehre von den sogenannten Bakterienmutationen — die man, wie ich a. a. O. auseinandersetzte, bis auf weiteres besser Klonumbildungen nennen sollte<sup>1)</sup> — ein besonderes Interesse. Sie knüpft nämlich eng an eine schon 1886, wie die vorliegende im Institut Grubers, ausgeführte Arbeit von Firtsch an. Die Arbeit Firtschs ist

<sup>1)</sup> Lehmann, Bakterienmutationen, Allogonie, Klonumbildungen. Centralbl. f. Bakt. Orig. 1916, 77, S. 289.

wohl die älteste Arbeit, welche uns von einer zweifellosen Klonumbildung bei Bakterien berichtet, die auch von den extremsten Anhängern der Lehre von den Bakterienmutationen bis vor kurzem als „Mutation“ aufgefaßt werden mußte. Die Sachlage ist die folgende.

Gruber hatte in einer 307 Tage alten Kultur des *Vibrio Finkler-Prior* auf Gelatineplatten neben zahlreichen typischen Kolonien anscheinend als Verunreinigung in geringer Zahl Kolonien einer weniger rasch verflüssigenden Bakterienart gefunden. Dieselben erregten seine Aufmerksamkeit dadurch, daß sie bei oberflächlicher Betrachtung eine gewisse Ähnlichkeit mit den Kolonien des *Cholera vibrio* zeigten. Auf Grund dieser Beobachtung stellte dann Firtsch seine Untersuchungen an.

Die von Gruber gefundene, anfangs als Verunreinigung angesprochene Form des Finkler-Priorschen *Vibrio* unterschied sich vom Typus vor allem durch das Verhalten auf Nährgelatine; der Verflüssigungstrichter im Gelatinestich bildete sich viel langsamer und nahm andere Form an als beim Typus; zudem war die Beweglichkeit des neuen *Vibrio* geringer, das Bild der Oberflächenkolonie abweichend usw. Bei längerem Suchen wurde dann auf weiteren älteren Kulturen wiederholt dieselbe abweichende Form gefunden, außerdem aber kamen noch zwei andere abweichende Formen zur Beobachtung. Dabei stellte es sich heraus, daß der am wenigsten abweichende Typ in 33–54 Tage alten Gelatinestichkulturen (*Vibrio* I), der zuerst gefundene, mittlere Typ (*Vibrio* II) in 48 Tagen bis  $\frac{1}{2}$  Jahr alten Kulturen auftrat, während der letzte Typ (*Vibrio* III) in über einem Jahr alten Gelatinestichkulturen vorherrschte. Während nun *Vibrio* I seine Eigenschaften nicht dauernd behielt, sondern relativ leicht, wenigstens teilweise, in den ursprünglichen Typus rückführbar war, gelang diese Rückwandlung bei *Vibrio* II und III bei regelmäßigem Verimpfen innerhalb einer über vier Monate sich erstreckenden Arbeitszeit nicht. Bemerkenswert ist weiter, daß außer den drei besonders hervortretenden Typen noch relativ konstante Zwischentypen gefunden wurden.

Als wichtigstes Ergebnis führen wir die folgenden Worte Firtschs an: Aus ein und derselben Bakterienart wurden vier Formen gezogen, die in ihrer Kolonienform (teilweise auch in der mikroskopischen Wuchsform) durchgreifende Verschiedenheiten zeigen und von denen wenigstens drei (der typische *Proteus Vibrio* II und III) diese unterscheidenden Merkmale mit solcher Zähigkeit bewahren, daß sie einzeln für sich untersucht — nach dem bisher geübten Modus der Artbestimmung — zweifellos als besondere Arten aufgefaßt werden müßten.

M. a. W.: Firtsch hat in seinem *Vibrio* II und III eine „Bakterienmutation“ im Sinne zahlreicher neuerer Bakteriologen im Jahre 1886 festgestellt; er hat aber gleichzeitig in seinem *Vibrio* I eine Dauermodifikation im Sinne Jollos usw. (vgl. Lehmann, 1916, S. 297) beschrieben.

Durchaus bemerkenswert und lehrreich für die Bakteriologen, welche jeden in einer älteren Kultur beobachteten etwas abweichenden Stamm als Mutation bezeichnen, ist aber der folgende Satz aus Firtschs Arbeit: So bedeutend die Unterschiede im Aussehen der Kolonien (der verschiedenen Vibrionenformen) auf Nährgelatine sind, so lassen sie sich doch mit großer Wahrscheinlichkeit auf verschiedene Grade von Abschwächung der Wachstumsenergie überhaupt, der Fähigkeit, die Gelatine zu verflüssigen und der Eigenbewegung zurückführen; Abschwächungsvorgänge, die gewiß nicht bedeutsamer sind, als der Verlust der Fähigkeit, Sporen zu bilden, der Gär-  
tätigkeit, der Virulenz.

Wie recht Firtsch hatte, geht aus den Untersuchungen Fürsts hervor.

Als wichtigste Vervollkommnung der Firtschschen Versuche wird von Fürst das Burrische Tuschepunktverfahren zur Isolierung einzelner Bakterien als Ausgangsmaterial der Stämme eingeführt. Wenn allerdings Fürst hierdurch glaubt, mit reinen Linien zu arbeiten, so verfällt er in denselben Fehler, welcher von so vielen neuzeitlichen Bakteriologen, die sich mit „Bakterienmutationen“ beschäftigten, gemacht wurde. Es handelt sich bei solchen auf ein Individuum zurückgehenden Bakterienstämmen nicht um reine Linien, sondern um „Klone“, wie ja den Lesern dieser Zeitschrift geläufig ist.

Bei vier solchen Klonen des *Vibrio Finkler-Prior* ließen sich nun die von Firtsch gemachten Angaben hinsichtlich der Zeit des Auftretens der Vibrionenformen und ihrer kulturellen Eigenschaften in völlig übereinstimmender Weise wiedererlangen. Zudem werden die Untersuchungen Firtschs noch in bedeutsamer Weise erweitert.

Einmal untersuchte Fürst, ob durch Auslese von Plus- oder Minusvarianten der in der Größe sehr variablen Individuen des Typus eine Verschiebung des Gipfels der Variationskurve in der Nachkommenschaft möglich sei. Es gelang dies nicht. Ebenso wenig hatte eine solche Auslese einen Einfluß auf das hämolytische und peptolysierende oder agglutinative Vermögen der aus ihnen hervorgegangenen Stämme.

Die verschiedenen Typen aber lassen sich, wie Fürst zeigte, noch durch eine Reihe anderer Merkmale, als Firtsch angegeben hatte, differenzieren. So konnte festgestellt werden, daß bei den extremsten Typen mit dem Verlust der Beweglichkeit der Verlust des Geißelapparates Hand in Hand ging. Parallel damit ging weiterhin der Verlust der spezifischen — also der Gelatineagglutinabilität. Hingegen blieb das Säurebildungsvermögen bei allen Typen das gleiche.

Für die Frage der „Bakterienmutationen“ weitaus am wichtigsten ist indessen die Feststellung Fürsts, daß wohl bei regelmäßiger Weiterimpfung von Gelatine- zu Gelatinekultur die extremen Stämme sich konstant erhalten, daß aber bei längerem Stehen der Kultur auch *Vibrio* II und III Firtschs stets von 2—2½ Monaten an nach und nach wieder in den Normaltypus zurückschlagen.

Damit aber ist, wie Fürst zu Ende seiner Arbeit mit Recht sagte, bewiesen, daß es sich wenigstens bei den von Firtsch beobachteten, mehr oder weniger lang vererbaren Variationen nicht um echte Mutationsvorgänge, die zur Entstehung neuer Arten Anlaß geben, handeln kann.

In einem Nachwort hebt dies Gruber noch weiter hervor, indem er die beobachteten Abweichungen von der Norm nicht als genotypischer, sondern phänotypischer Natur aufgefaßt haben will: „Das lang dauernde Bestehenbleiben der neu aufgetretenen Eigentümlichkeiten bei den Nachkommen auch unter veränderter Lebenslage (z. B. bei Umzüchtung auf Agar) ist nicht echte Vererbung, sondern „falsche“, auf „Nachwirkung“ (Woltereck) beruhende“.

So sind also die ursprünglich nur als „Mutationen“ deutbaren Firtschschen neuen Vibrionenformen durch Fürst als Dauermodifikationen erwiesen.

Es ist das eine wertvolle Lehre für die Zukunft. Findet man abweichende, über kürzere oder längere Zeit konstante Bakterienstämme, so bezeichne man sie nicht sogleich als Mutationen, sondern als Klonumbildungen, bis ihre Natur als Dauermodifikation durch Rückbildung erwiesen ist, oder aber es später einmal möglich wird, die eine oder andere als auf genotypischer Grundlage zustandekommend zu erweisen.

E. Lehmann.



**Kießling, L. Erbanalytische Untersuchungen über die Spelzenfarbe des Weizens. Ein Beitrag zur angewandten Vererbungslehre. Landwirtschaftliches Jahrbuch für Bayern 1914. Nr. 2.**

Vor 10 Jahren wurde vom Verfasser mit der Beobachtung der Folgen spontan bei Weizen (*Triticum vulgare*) eingetretener Bastardierungen begonnen. Eine erste Mitteilung über dieselben erfolgte 1908 in „Fühlings landwirtschaftlicher Zeitung“, S. 737. Einige Nachkommenschaften zeigten bezüglich des in erster Linie beobachteten Merkmals, Spelzenfarbe ein Verhalten, das der Annahme des *Pisum*-Schemas entspricht: braune Spelzenfarbe:  $Br \times$  weiße Spelzenfarbe:  $br$  in  $F_1$ :  $Brbr$  mit Dominanz von Braun, in  $F_2$ :  $BrBr$ ;  $Brbr$ ;  $brBr$ ;  $brbr$  oder aber ein Verhalten, das mit der Annahme des *Zea*-Schemas in Einklang zu bringen ist. Bei anderen ergaben sich aber andere Spaltungsverhältnisse, insbesondere erschienen weniger weißspelzige Pflanzen aus braunspelzigen und es gaben auch extrahierte weißspelzige Pflanzen, die rein vererben sollten, einzelne braunspelzige Pflanzen. Die Erklärung, die Nilsson-Ehle für Fälle seiner Hafer- und Weizenbastardierungen anwandte und die mehrere gleichsinnig wirkende Anlagen für eine sichtbare Eigenschaft annimmt, wurde dann zur Erklärung der selbst beobachteten abweichenden Fälle benützt. Sind zwei Anlagen für braun vorhanden, von welchen die eine:  $Br_1$  gewöhnliches Braun, die andere:  $Br_2$  helleres Braun und beide zusammen:  $Br_1Br_2$  dunkleres Braun bewirken, so würde sich in  $F_2$  ergeben:

$Br_1Br_1Br_2Br_2$  dunkelbraun, rein vererbend,  
 $Br_1Br_1br_2br_2$  braun, rein vererbend,  
 $br_1br_1Br_2Br_2$  hellbraun, rein vererbend,  
 $br_1br_1br_2br_2$  weiß, rein vererbend,  
 $Br_1Br_1Br_2br_2$  dunkelbraun, nach 1:2:1 spaltend,  
 $Br_1br_1Br_2Br_2$  dunkelbraun, nach 1:2:1 spaltend,  
 $Br_1br_1Br_2br_2$  braun, nach 1:2:2:4:1:2:1:2:1 spaltend,  
 $Br_1br_1br_2br_2$  hellbraun, nach 1:2:1 spaltend,  
 $br_1br_1Br_2br_2$  sehr hellbraun, fast weiß, nach 1:2:1 spaltend.

Die Spaltungsverhältnisse aufgefundenener Individuen von Winter- und Sommerweizen wurden nun weiter verfolgt und ihr Ergebnis durch die erwähnte Erklärung zu deuten versucht. Die Individualauslesen, innerhalb welcher jährlich einige Individuen ausgelesen wurden, standen dabei ohne künstlichen Schutz gegen Fremdbestäubung nebeneinander. Es ergaben sich verschiedene Abweichungen: wiederholte Abspaltung von braunspelzigen Individuen in der Nachkommenschaft von weißspelzigen, Spaltungszahlen, die sich nicht in das Schema einfügen, unregelmäßig erscheinen, oder die Annahme von mehr als zwei Anlagen für braune Spelzenfarbe nahelegen, Auftauchen von Abstufungen der Braunfärbung und abweichende Spaltung nach solchen Individuen, Auftreten von Fleckung der Spelzen und dergleichen. Weiterhin ergab eine genauere Durchmusterung des Versuchsmateriales und einer Reihe von Formenkreisen von Sommer- und Winterweizen, daß es rein weiße Spelzen nicht gibt, und eine Untersuchung der Farbe der Weizenspelzen legt die Annahme nahe, daß die verschiedene Färbung der Spelzen durch Abbau oder Umwandlung des Chlorophylls bewirkt wird. Beide Feststellungen führten zu dem Schluß, daß es sich bei Braun und Weiß nicht um die Wirkung einer Anlage und ihres Fehlens handeln könne, sondern daß auch weißspelzige Individuen irgend welche Anlage für Braunspelzigkeit besitzen. Der Verfasser nimmt im weiteren Verlauf zur Erklärung der Verhältnisse eine Anzahl von Anlagen an, die alle Braunfärbung bedingen, aber

verschiedene Wirkungsintensitäten aufweisen. Br ist dabei die Gesamtanlage für Braunfärbung;  $Br_1 Br_2 Br_3$  usw. sind Einzelanlagen, die alle eine bedeutendere Intensität bewirken und z. B. die untereinander nur wenig verschiedenen Werte 4,001, 4,002, 4,003 besitzen, während  $Br_0^m Br_0^n Br_0^o$  Einzelanlagen sind, die eine geringere Intensität bewirken und z. B. die untereinander wenig verschiedenen Werte 0,999, 1,000, 1,001 aufweisen;  $br_1, br_2, br_0^m, br_0^n$  deutet dann das Fehlen der betreffenden Anlage an. Die bei der Berechnung der Gesamtintensität sich ergebenden Intensitäten 4, 3,99, 3,97 und die nächsten Stufen würden braun entsprechen, die um 1 gelegenen Stufen weiß und die zwischen 1,5—2,5 liegenden hellbraun. Eine monohybride Spaltung würde demnach in der zweiten Generation geben: 1mal  $Br_1 Br_1 Br_0 Br_0$ ; 2mal  $Br_1 br_1 Br_0 Br_0$ ; 1mal  $br_1 br_1 Br_0 Br_0$  und die Berechnung der Gesamtintensität dann Intensität:  $\frac{4 + 4 + 1 + 1}{4} = 2,5$ ;

$\frac{4 + 0 + 1 + 1}{3} = 2$ ;  $\frac{0 + 0 + 1 + 1}{2} = 1$ . Die dihybride Spaltung, mit  $Br_0$  bei beiden Eltern, würde sich dann wie folgt darstellen:

Strukturformeln:	Intensitätsrechnung:	Farbe:
a) 1 • $Br_1 Br_1 Br_2 Br_2 Br_0 Br_0$	$4 + 4 + 4 + 4 + 1 + 1 = 18:6 = 3$	= braun,
b) 2 • $Br_1 Br_1 Br_2 br_2 Br_0 Br_0$	$4 + 4 + 4 + 0 + 1 + 1 = 14:5 = 2,8$	= braun,
c) 2 • $Br_1 br_1 Br_2 Br_2 Br_0 Br_0$	$4 + 0 + 4 + 4 + 1 + 1 = 14:5 = 2,8$	= braun,
d) 1 • $Br_1 Br_1 br_2 br_2 Br_0 Br_0$	$4 + 4 + 0 + 0 + 1 + 1 = 10:4 = 2,5$	= hellbraun <sup>1)</sup> ,
e) 4 • $Br_1 br_1 Br_2 br_2 Br_0 Br_0$	$4 + 0 + 4 + 0 + 1 + 1 = 10:4 = 2,5$	= hellbraun <sup>1)</sup> ,
f) 1 • $br_1 br_1 Br_2 Br_2 Br_0 Br_0$	$0 + 0 + 4 + 4 + 1 + 1 = 10:4 = 2,5$	= hellbraun <sup>1)</sup> ,
g) 2 • $Br_1 br_1 br_2 br_2 Br_0 Br_0$	$4 + 0 + 0 + 0 + 1 + 1 = 6:3 = 2,0$	= hellbraun,
h) 2 • $br_1 br_1 Br_2 br_2 Br_0 Br_0$	$0 + 0 + 4 + 0 + 1 + 1 = 6:3 = 2,0$	= hellbraun,
i) 1 • $br_1 br_1 br_2 br_2 Br_0 Br_0$	$0 + 0 + 0 + 0 + 1 + 1 = 2:2 = 1,0$	= weiß.

Auch wenn  $Br_0$  nur von einem Elter kommt, wobei  $F_1$  dann z. B.  $Br_1 br_1 Br_0 br_0$  ist, läßt sich die dihybride Spaltung und die Intensitätsrechnung in analoger Weise darstellen.

Zur Erklärung der beobachteten Fleckung: auf fast weißen Spelzen dunklere Zeichnung entlang den Rändern und Nerven, wird ein Fleckungsfaktor angenommen, der nur wirkt, wenn Farbfaktoren vorhanden sind. (FBr gefleckt, Fbr nicht.) Heterozygoten für Br sowohl wie für F ( $Brbr$  und  $Ff$ ) würden kleinere oder seltenere Flecke aufweisen. Eine weitere Möglichkeit bei der Erklärung der Fleckung ist gegeben, wenn eine zweite Anlage für Braunfärbung angenommen wird, die von F nicht beeinflußt wird. Es läßt sich aber auch ohne Annahme einer besonderen Anlage für Fleckung auskommen nur mit Annahme von bestimmten Braunanlagen, welche neben Braunfärbung auch die Fleckung veranlassen.

Die vom Verfasser aufgestellte Intensitätshypothese arbeitet mit einer größeren Zahl von Anlagen, die sich voneinander nur durch verschieden abgestufte Wirkung unterscheiden. Die in der Arbeit verwendeten bestimmten Zahlen für diese Wirkung sind nur beispielsweise. Die Verteilung der Anlagen bei der Geschlechtszellenbildung und die Zusammentritte der verschieden veranlagten Geschlechtszellen erfolgt entsprechend Mendel. Vorhandensein und Fehlen je einer Anlage wird dazu angenommen. Die Begriffe Dominanz, Rezessivität, Prävalenz, Epistasie und Hypostasie sind

<sup>1)</sup> An der Grenze von braun.

durch einen Zahlenwert, die Intensitätszahl, ersetzt, welche die gegenseitige Beeinflussung der einzelnen Anlagen scharf ausdrückt.

In Beziehung auf die Züchtung läßt die Arbeit auch wieder den Wert der Fortsetzung der Auslese, auch bei Selbstbefruchtern, erkennen, da sie nachweist, daß viele Spaltungen sich der Wahrnehmung entziehen und daß erkennbare Folgen von, nicht als solche erkannter, Heterozygotie nach weiterer Spaltung früher oder später auftauchen können. Fruwirth.

**Stark, Peter. Untersuchungen über die Variabilität des Laubblattquirls bei *Paris quadrifolia*. Zeitschr. f. Bot. 1915, 7, S. 673—766.**

Die statistische Untersuchung findet immer mehr Eingang in die botanische Wissenschaft. Für die Abstammungs- und Vererbungslehre ist das, wie längst erkannt, von besonderer Bedeutung. Denn die auf statistischer Grundlage gewonnenen Ergebnisse bilden eine sichere Grundlage, auf welcher Abstammungs- und Vererbungslehre weiterbauen können.

Der Verf. der vorliegenden Arbeit hat es nun unternommen, die Variabilität des Laubblattquirls bei *Paris quadrifolia* auf statistischer Grundlage nach den verschiedensten Richtungen zu untersuchen und ist dabei auf sehr interessante Tatsachen und zu weitgehender Klärung der untersuchten Variabilitätsverhältnisse gekommen. Betrachten wir die Hauptergebnisse:

Die Blattzahl der Einbeere schwankt in dem untersuchten Gebiet zwischen 1 und 7; die Variabilitätskurve zeigt einen sehr steilen Gipfel über 4. Die Gesamtkurve aller Standorte zeigt infolge der stärkeren Ausbildung des linken Schenkels eine unverkennbare Asymmetrie. Der Mittelwert liegt dementsprechend etwas unter 4,0. Umfangreiche Messungen führten dann zu dem Ergebnis, daß gleichzeitig mit der Gliederzahl auch Stengellänge und Blattlänge ansteigen.

Das Gesamtmaterial läßt sich in blühende und nichtblühende Stengel einteilen; bei den letzteren überwiegen die Minus-, bei den ersteren die Plusvarianten. Bei den blühenden Sprossen ist also der rechte, bei den nichtblühenden der linke Gipfel besonders stark ausgeprägt.

Junge Pflanzen haben eine geringe Gliederzahl, ältere steigen unter unregelmäßigen Oszillationen bis zum normalen Viererstadium, bei günstigen Verhältnissen aber bis zu höheren Quirlzahlen empor. Bei Betrachtung größerer Genossenschaften auf statistischer Basis findet man im Verlauf der Generationen bestimmte Gesetzmäßigkeiten in diesen Oszillationen, welche in einem steten Hinfluten zum Mittelwert gipfeln.

Zwischen Haupt- und Seitensproß bestehen enge Beziehungen im Variationsverhalten. Die Seitensprosse wiederholen die Erscheinungen der Hauptsprosse im allgemeinen. Durch Verfaulung von Rhizomstücken kommt es zu Einzelindividuen, niederzähligen Zwergexemplaren, die sich auch durch künstliche Zerstückelung erzielen lassen.

Von besonderem Interesse sind weiter die Resultate, welche für die Abhängigkeit der Variabilität von äußeren Bedingungen vorliegen. Verf. hat in bezug auf Unterlage, Pflanzengenossenschaft usw. verschiedene Standorte getrennt untersucht. Er findet eine enge Beziehung zur Unterlage. Kalkböden begünstigen Plus-, Kieselböden Minusvarianten. Auch wirkt Bodenfeuchtigkeit, Belichtung usw. erhöhend. Sehr interessant ist es, die Angaben über die Variabilität in Beziehung zu den Beständen im einzelnen zu verfolgen. Mykorrhizenbildung scheint Plusvarianten zu begünstigen.

Sodann glaubt Verf., daß sich eine gewisse Erblichkeit der Gliederzahlverhältnisse darin kund tut, daß die Nachkommen hochzähliger Sprossen niedierzähliger in mancher Hinsicht überlegen sind. Sie keimen rascher, wahrscheinlich auch in größerer Anzahl und steigen in ihrer Entwicklung schneller zu höheren Gliederzahlen empor. Das durch Aussaatversuche gewonnene Material ist zwar nicht sehr umfangreich, die soeben ausgeführte Überlegenheit der Abkommen von Plusvarianten ist aber nicht zu bezweifeln. Indessen läßt sich hier wohl sicher nicht von Vererbung, sondern nur von einem ernährungs-modifikatorischen Einfluß der Elterngeneration sprechen, etwa wie bei der sogenannten kongenitalen Vererbung, zieht sich ja doch durch die gesamten hier erörterten Variationsverhältnisse der Einfluß der Ernährung auf die Variabilität der Gliederzahl. Eine exakte Vererbungsuntersuchung von *Paris* stößt aber auf ganz erhebliche technische Schwierigkeiten, welche hauptsächlich in der langen Dauer bis zum Eintritt der Blühreife begründet sind.

Die Schwankungen der Gliederzahl bei *Paris quadrifolia* werden dann auch unter phylogenetischen Gesichtspunkten erörtert. Verf. schließt auf eine ständige Zunahme und gleichzeitig damit eine entsprechende Vermehrung der Quirlzahlen in der *Trillium-Paris*-Gruppe.

Es ist hervorzuheben, daß sämtliche Zahlenwerte auf exakt kritischen Werten beruhen.

Die Untersuchungen sollen noch weiter auf die Blütenglieder ausgedehnt werden. Ref. würde als besonders wünschenswert erachten, wenn dabei auch der Korrelationsverhältnisse der Zahlen in den aufeinanderfolgenden Wirteln eingehend gedacht würde.

Alles in allem bietet die Arbeit eine Fülle interessanter Tatsachen und es wäre nur zu wünschen, daß bald ähnlich vielseitige Variationsuntersuchungen an anderen Pflanzen angestellt würden.

E. Lehmann.

# Wandtafeln zur Vererbungslehre

herausgegeben von

Prof. Dr. **E. Baur** (Berlin) und Prof. Dr. **R. Goldschmidt** (Berlin).

---

Diese Tafeln sind in Farbendruck ausgeführt und haben ein Format von 120 : 150 cm. Den Tafeln wird eine Erklärung in deutsch und englisch beigegeben.

Die „Wandtafeln zur Vererbungslehre“ gelangen in zwei Serien von je sechs Tafeln zur Ausgabe: eine zoologische und eine botanische Serie umfassend.

Der Preis der zoologischen Serie beträgt . . . 75 Mark

Der Preis der botanischen Serie beträgt . . . 60 Mark

Beide Serien zusammen kosten . . . . . 125 Mark

Preis der Erklärung . . . . . 1 Mark

Die Tafeln werden auch einzeln abgegeben zum Preise von 20 Mark für die zoologische Wandtafel und 15 Mark für die botanische Tafel.

Zur Bequemlichkeit der Abnehmer werden die Tafeln auch aufgezogen auf Leinwand mit Stäben geliefert. Der Preis erhöht sich in diesem Falle um 5 Mark pro Tafel. Es kostet somit

die zoologische Serie aufgezogen . . . . . 105 Mark

die botanische Serie aufgezogen . . . . . 90 Mark

## Inhaltsverzeichnis von Bd. XVI Heft 12

### Abhandlungen

	Seite
Iwanow, E. und Philipstschenko, Jur., Beschreibung von Hybriden zwischen Bison, Wisent und Hausrind . . . . .	1—48
White, Orland E., Studies of Teratological Phenomena in their Relation to Evolution and the Problems of Heredity . . . . .	49—185

### Referate

Fürst, Th., Untersuchungen über Variationserscheinungen beim Vibrio Finkler-Prior, Lehmann . . . . .	186
Kreßling, L., Embryologische Untersuchungen über die Spelzenfarbe des Weizens. Ein Beitrag zur angewandten Vererbungslehre (Fruwirth) . . . . .	189
Lang, Arnold, Die experimentelle Vererbungslehre in der Zoologie seit 1900 (Bailey) . . . . .	186
Stark, Peter, Untersuchungen über die Variabilität des Laubblattquirls bei <i>Paris quadrifolia</i> (Lehmann) . . . . .	191

---

---

Verlag von Gebrüder Borntraeger in Berlin W 35

---

**Deutschland**, dargestellt auf Grund eigener Beobachtung, der Karten und der Literatur von **Professor Dr. Gustav Braun**, Direktor des Geographischen Institutes der Universität Basel. Zwei Bände. I: Textband: XI und 383 Seiten. — II: Tafelband mit 33 Tafeln. Erläuterung u. 10 Beilagen. In 2 Leinenbänden gebunden 16 Mk. 50 Pfg.

*Seit Albrecht Dürers größtes Werk über „Das Deutsche Reich“ aus dem Jahre 1887 ist keine geographische Darstellung mehr erschienen, die es versucht, in größterem Umfang die Beschreibung unseres Vaterlands auf wissenschaftlicher Grundlage zu liefern, die neben einem Überblick über das Ganze auch in methodischer Ordnung und Auswahl Einzeltatsachen bringt. Inzwischen aber hat die Geographie ihre äußere Stellung im System der an den Universitäten vertretenen Fächer errungen und eine kräftige innere Entwicklung genommen. Inzwischen wurden die großen Karten des Deutschen Reiches in 1:100000 und 1:200000 nahezu vollständig herausgegeben. Es war daher an der Zeit, eine neue auf diesen Grundlagen beruhende Beschreibung Deutschlands zu geben, eine Beschreibung, die von der Schreibstube in die Natur hinausführen und die Kenntnis deutschen Bodens bei allen Gebildeten unserer Nation stärken und fördern soll. Wir betrachten daher dies Werk als eine nationale Angelegenheit, eine Darstellung Deutschlands für Deutsche, die gerade jetzt, wo wir uns auf unsere Heimat und uns selbst besinnen, am Platze ist und jedenfalls Beachtung verdient. Die Verlagsbuchhandlung.*

**ZEITSCHRIFT**  
**FÜR**  
**INDUKTIVE ABSTAMMUNGS-**  
**UND**  
**VERERBUNGSLEHRE**

HERAUSGEGEBEN VON

**E. BAUR** (BERLIN), **C. CORRENS** (DAHLEM-BERLIN), **V. HAECKER** (HALLE),  
**G. STEINMANN** (BONN), **R. v. WETTSTEIN** (WIEN)

REDIGIERT VON

**E. BAUR** (BERLIN)

**LEIPZIG**  
**VERLAG VON GEBRÜDER BORNTRAEGER**

1916

Die „Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre“ erscheint in zwanglosen Heften, von denen vier bis fünf einen Band von etwa 20 Druckbogen bilden. Der Preis des Bandes beträgt 20 Mark.

Manuskripte, zur Besprechung bestimmte Bücher und Separata sowie alle auf die Redaktion bezüglichen Anfragen und Mitteilungen sind an

**Prof. Dr. E. Baur, Potsdam, Jägerallee 16**

zu senden; alle geschäftlichen Mitteilungen an die

**Verlagsbuchhandlung Gebrüder Borntraeger in Berlin W 35,**

**Schöneberger Ufer 12a.**

Die Mitarbeiter erhalten für Originalabhandlungen und Kleinere Mitteilungen ein Bogenhonorar von 32 Mk., für Referate 48 Mk., für Literaturlisten 64 Mk. Bei Originalabhandlungen von mehr als drei Druckbogen Umfang wird nur für die ersten drei Bogen Honorar gezahlt. Dissertationen werden nicht honoriert.

Der durch Textfiguren und größere Tabellen eingenommene Raum wird nur bis zu einem Umfang von je einer Seite pro Bogen honoriert.

Außergewöhnlich hohe Korrekturkosten, die durch unleserliche Manuskripte oder größere nachträgliche Änderungen am Texte verursacht sind, werden vom Honorar in Abzug gebracht.

Die Abhandlungen und Kleineren Mitteilungen können in deutscher, englischer, französischer oder italienischer Sprache verfaßt sein. Referiert wird im wesentlichen in deutscher Sprache.

Von den Abhandlungen werden den Autoren 50 Separata ohne besonderen Titel auf dem Umschlag gratis geliefert, von den „Kleineren Mitteilungen“ gelangen nur auf besondere, rechtzeitige Bestellung 50 Gratis-Separata zur Anfertigung. Werden weitere Sonderabzüge gewünscht, so ist die Anzahl rechtzeitig, spätestens bei Rücksendung der ersten Korrektur, zu bestellen. Die über 50 Exempläre hinaus gewünschte Anzahl der Separata wird mit 20 Pfg. für jeden Druckbogen berechnet. Ein besonderer Titel auf dem Umschlag kostet 4 Mk. 50 Pfg. Etwa gewünschte Änderungen der Paginierung werden besonders in Ansatz gebracht. Bei mehr als 50 Separata gelangt stets ohne besonderen Auftrag ein Umschlag mit besonderem Titel zur Verwendung.

**Einseitig bedruckte Sonderabzüge der „Neuen Literatur“ können von den Abonnenten der Zeitschrift zum Preise von 5 Mk. pro Band im Buchhandel bezogen werden.**



# Sorting and blending of "unit characters" in the zygote of *Oenothera* with twin and triplet hybrids in the first generation<sup>1)</sup>.

By Geo. F. Atkinson.

Department of Botany, College of Arts and Sciences  
Cornell University, Ithaca, N. Y.

Source and characters of the parent species.

(Eingegangen am 1. Dezember 1914.)

During the summer of 1909 I became interested in a few of the variations presented by the common evening primrose<sup>2)</sup> in the vicinity of Ithaca, N. Y. Several individuals, which I passed almost daily, forced themselves upon my attention because the mid veins of the leaves and the stems of some individuals were red, while other individuals had white veins and green stems. Since I had never made a critical study of the genus *Oenothera*, these color characters were the only differential features of which I was conscious at that time. Cross pollinations were made between two individuals during that season, and seeds were saved in the autumn. Since I was in Europe the following summer (1910), the seeds were not planted until the spring of 1911. They were sown in seed pans, and when the seedlings were a few weeks old they were transplanted to flats, and later (during June) were transplanted to the garden.

During the seedling stages, in the seed pans and also in the flats, there were no perceptible differences which could not be ascribed to

<sup>1)</sup> Paper read before the American Philosophical Society at the annual general meeting at Philadelphia, Pa., April 23—25., 1914.

<sup>2)</sup> These species are a part of the great complex of forms sometimes spoken of as the "biennis alliance", in which there are probably 100 or more different species in North America.

differences in growth easily attributable to variations in moisture conditions, etc., of the soil under this kind of culture, except for the scant appearance of small reddish spots which, in one of the forms, also varies according to external conditions.

During July and August as the rosette stage became more and more evident the new and larger leaves of the two parental types began to present the specific form characteristic of each. The adult rosettes in September and October differed by 5 or 6 characters. In the following summer (1912) as they came into flower many other striking differences were observed as a result of a critical analysis. These characters were regarded as evidence strong enough to entitle the two parents to distinct specific rank. Material of the two new species was submitted to Mr. H. H. Bartlett of the Bureau of Plant Industry, Washington, D. C. They were later published as *Oenothera nutans*<sup>1)</sup> Atkinson and Bartlett, and *Oenothera pycnocarpa* Atkinson and Bartlett.

The hybrids which were obtained from the cross pollination of 1909, and brought to maturity in 1912 were the  $F_1$  of *Oe. pycnocarpa* ♀ × *Oe. nutans* ♂. In the rosette stage some of these hybrids appeared to be a blend of the characters of the two parents. But since a large percentage of them were attacked by the downy mildew (*Peronospora arthuri* Farlow), some of them so seriously that the leaves did not reach their full development, a critical study of the rosette stage could not then be made. *Oe. pycnocarpa* was more seriously attacked, but enough of the rosettes were free to determine the morphological characters. *Oe. nutans* on the other hand was immune. A number of the most seriously diseased plants of *Oe. pycnocarpa*, and of the hybrid, died during the winter 1911—1912.

In the summer of 1912 the  $F_1$  hybrids came into flower. There were two distinct types with no intergrading forms. The petals of the vegetative "blend" were strongly like those of *Oe. nutans* but larger, while those of the second hybrid type were exactly like those of *Oe. pycnocarpa*. The vegetative characters of this type were not, however, a blend. But since the rosettes of so many of the hybrids were so modified by the influence of the *Peronospora*, the experimental work was repeated for the purpose of a critical study of all stages.

---

<sup>1)</sup> Bartlett, H. H., Systematic studies on *Oenothera*, III, New species from Ithaca, N. Y. *Rhodora*, 15, 81—85, 1913.

Therefore in the summer of 1912 reciprocal crosses between *Oe. nutans* and *pyncocarpa* were made. Seed of the two parents and of the reciprocal crosses was sown in seed pans in March 1913. When the seedlings each bore a few leaves they were transplanted to flats. From here they were transplanted to the garden in May. The spring and summer of 1913 was very dry, thus being unfavorable for the *Peronospora* of which not a trace was seen.

Of the 1913 cultures of *Oe. pyncocarpa*, in one lot (from a 7-carpled pod) less than 2% came into flower during the summer of 1913 (2 plants in about 140). These flowered in September, and were too late to ripen seed before frost. The others formed autumnal rosettes. In a second lot (from normal pods) all flowered as annuals, the conditions of the seedling culture in flats probably being such as to fit them for early maturity. About 5% (6 out of 120 plants) of *Oe. nutans* flowered as annuals in time to ripen seed before frost. The remaining ones formed autumnal rosettes.

The hybrids of the  $F_1$  generation of the 1913 cultures showed a higher percentage of annuals than did the parents. Of the annuals there were two types easily distinguished by the inflorescence, foliage and coloration. The two types were not distinguished until stem formation was quite well advanced, when the coloration of the stem and certain leaf characters were observed which indicated two forms. When they came into flower the evidence of two hybrid types was very clear. They began flowering early in July. Even at this period I was not able at that time to sort out the remaining young rosettes. But as the autumnal rosette leaves began to appear and attain maturity, there were three hybrid types in the  $F_1$  generation. Two of these could readily be assigned to one or the other of the types represented by the annual flowering individuals. The third one proved to be a distinct type with no annual flowering individuals (in the 1913 culture).

The segregation of two or three distinct hybrid types in the first generation of a cross is a rather unusual phenomenon. De Vries (1907, 1909, 1913) has applied the terms "twin hybrids" and "triplet hybrids" to such  $F_1$  segregates<sup>1</sup>.

<sup>1</sup>) Triplet hybrids (or as de Vries calls them "Drillinge" (251, 1913), or "triple hybrids" (Bot. Gaz. 47, 1—8, 1909) are different from the "Tripelbastarde" of Lidforss (see Lidforss, B., Resumé seiner Arbeiten über *Rubus*, Zeitschr. ind. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre 12, 1—13, 1914; also Bot. Centralbl. 126, 296, 1914) who uses the term to denote a combination through crossing of three parents, according to the following schème; *Rubus affinis*  $\times$  (*acuminatus*  $\times$  *caesius*), and its reciprocal.

We are so accustomed to think in terms of Mendelian segregation, i. e. the segregation of distinct hybrid types in the second generation, that the fundamental distinction between the two kinds of segregation may not be fully appreciated at first. According to the Mendelian theory the segregation of the "unit characters" is generally believed to occur during the reduction divisions in the gonotokonts (mother cells of the pollen grains and embryo-sacs in seed plants) at the close of the  $F_1$  generation, so that the segregation of the hybrid types occurs first in the second generation. In the production of "twins", "triplets", etc., the segregation of "unit characters" occurs in the fertilized egg, or zygote, of the first generation, i. e. at the beginning of the first generation instead of at the close as in Mendelian segregation.

The segregation of distinct hybrid types in the second generation of a cross, according to the number of contrasting allelomorphs in the parents gives rise to "dihybrids", "trihybrids", etc. There is a tendency to confuse dihybrids with twin hybrids, trihybrids with triplets, etc., and it often requires some especial emphasis for the mind to grasp how fundamentally different twins and triplets of the first generation are from dihybrids and trihybrids of the second generation.

All of the cultures were carried out in fairly rich garden soil and some tillage was given, enough to keep down weeds and to stir the soil several times, particularly during rosette development and during the spring of the second season. Under these conditions the full expression and strength of characters is realized. On dry, moderately poor garden soil plowed in the autumn, and seed sown broadcast in October, and with no tillage, the annual plants were of smaller stature, with few or no branches, and several characters which manifest themselves under more favorable soil conditions, or with tillage, are absent. But even under the trying conditions stated, the majority of the striking specific and contrast characters are present. The soil and temperature conditions in a great part of North America appear to be favorable to the growth of the evening primroses. In Central and Western New York, at least, there appears to be no need of applications of lime to the soil, which de Vries finds advantageous in Holland, since the soil here is unusually rich in lime.

For the technical diagnosis of the two parents employed in these experimental studies, reference is made to the original description (see Bartlett, 1913). A fair idea of the habits and characteristics of the species can be obtained by a brief enumeration of the contrast "unit

characters" thus far analyzed. By this means the striking differences of the two parents will be seen and we shall be in a position to appreciate the distribution, or blending, as the case may be, of the characters in the different hybrid types. The parents differ by more than thirty easily recognizable contrast pairs of "unit characters", or allelomorphic pairs, or, if we speak of them in terms of the "presence and absence" hypothesis, there are more than sixty factors of recognizable characters which meet in the fertilized egg of the cross between the two parents. These characters relate to the habit and coloration of the adults; features of the rosettes, foliage and inflorescence. The habit and morphological characters are well shown in the photographs here reproduced (Fig. 1). The measurements given are for the garden cultures.

*Oe. pycnocarpa*. Habit; tall, 1—1.5 m; lower stem branches numerous, strict, not widely spreading, reaching about the middle of the main stem, main stem therefore with high overtop, tips nearly the same level; axillary rosettes over the middle and upper part of the main stem, or short flowering branches just below the main inflorescence. Autumnal rosettes compact, the larger leaves (late summer and early autumn leaves) narrow, cut over the basal half, furrowed, repand, white veined, plain or only slightly buckled, no reddish spots. Stems green, tubercles green. Stem leaves, narrow, white veined, slightly sinuate toothed (lower ones strongly so over basal portion), furrowed, plain, no red spots. Inflorescence long and dense; bracts green, slightly sinuate toothed, longer than the flower buds, persistent, basal ones longer than the pods. Petals lemon yellow, cuneate, strongly emarginate, not plicate, edge plain, medium size, firm, not quickly wilting. Fertility high (pods with many viable seeds). Plant flowering for a long period and maturing late.

*Oe. nutans*. Habit; medium height,  $\frac{3}{4}$ —1 m; lower stem branches numerous, spreading irregularly, reaching far above the middle of the main stem, main stem therefore with low overtop, tips at unequal heights not terminating at the same level; axillary rosettes over the middle portion of the stem; short flowering branches at base of the main inflorescence. Autumnal rosettes compact, the larger leaves broad, sinuate toothed over the basal portion, convex, not repand, red veined, strongly crinkled, reddish spots in the autumn. Stems dark red sometimes also the base of inflorescence axis is red, otherwise the inflorescence axes are green; tubercles red, even over the green parts of the stem, rarely red on the young pods. Stem leaves broad, very

slightly sinuate toothed over the basal portion, flat or convex, red veined, plain or somewhat crinkled, few or no red spots. Inflorescence medium length, dense, sometimes lateral; bracts usually pale green and caducous, except sometimes a few of the basal ones are green and persistent, small and shorter than the flower buds, edge plain. Petals



Fig. 1.

This figure includes *Oe. nutans* and the three hybrid types when *nutans* is the ( $n \times p$ ); the twin segregate, *hybrida pycnella* ( $n \times p$ ); the twin segregate *hybrida* height or overtop of the main stem is therefore probably not so

chrome yellow, obovate, not or scarcely emarginate, plicate, edge eroded, weak, soon withering, medium size, but larger than in *Oe. pycnocarpa*. Fertility high. Plant maturing early (in late summer or early autumn).

The strength, or value, of some of the characters enumerated above for the two species, is relative, i. e. it relates to a comparison

or contrast of the same quality or feature. For example; in regard to width of leaves, the leaves of *pycnocarpa* are narrow in contrast to those of *nutans*, although there are a number of species of *Oenothera* with much narrower leaves than those of *pycnocarpa*, and in fact *pycnocarpa* would not be considered a narrow leaved species. Also there

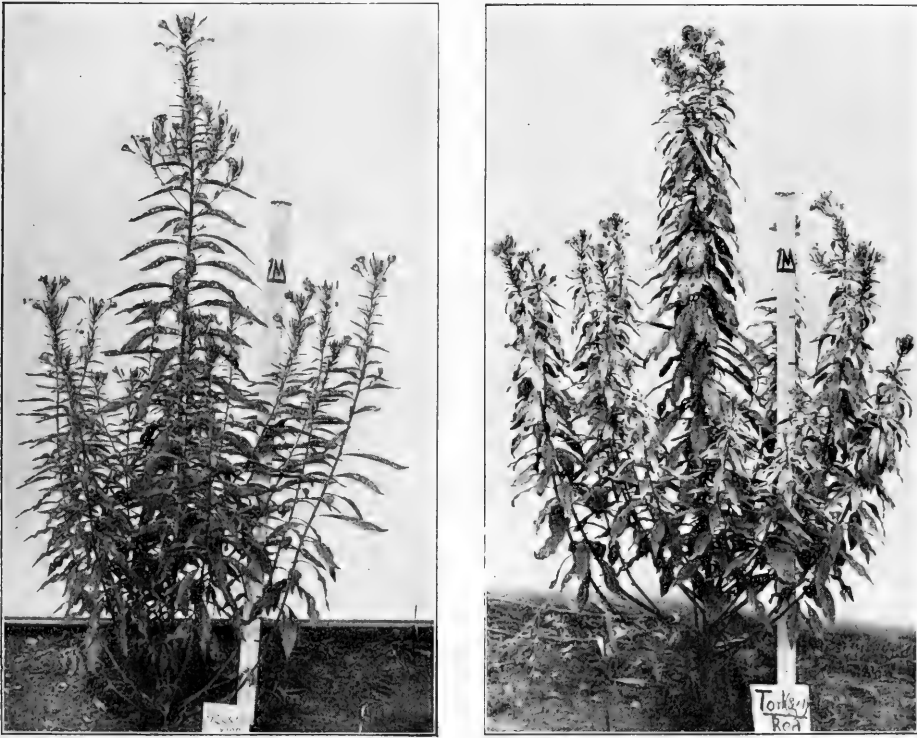


Fig. 1.

mother. From the left to the right they are: *nutans*; the blend triplet, *hybrida nutella tortuosa*. The main stem of the last is fasciated and has split into two branches, the great as it would have been if it were not for the fasciation.

are species with broader leaves than those of *nutans*. So with the bracts, for the purpose of comparison between the two parents, as well as in dealing with the comparative value of the same quality in the hybrids, they are large in *pycnocarpa*, small in *nutans*. The petals are small in *pycnocarpa*, large in *nutans*, though the actual difference in size is not great, but it is constant under normal conditions. The stems

are red in *nutans*, green in *pycnocarpa*, although in age a tinge of red particularly on the sunny side of the stem, often appears in *pycnocarpa*, but does not appear over the entire surface. The stems are normally red in *nutans* due to the quantity of anthocyanin characteristic of a number of *Oenothera* species. The red coloration of the stems and mid veins of *nutans* is also a prominent and constant character under normal conditions. When the plants are shaded during growth the stem coloration may appear late and be of less intensity and extent than under normal conditions. The amount is small in *pycnocarpa*. The red color is always present in the roots of the two species, occupying a concentric zone midway between the medulla and the periderm, but the pigment is more abundant in the roots of *nutans* than in those of *pycnocarpa*. It is also present in the roots of their hybrids. The tubercles of the stem, normally green in *pycnocarpa*, are often red over the reddish areas of the stem, but the color is not so deep as in *nutans*.

The red spotting of the leaves in *nutans* is subject to great variations and appears to be dependent to a great extent on temperature. The autumnal rosettes have many reddish spots, appearing in leaves which were devoid of them during the summer, as well as being present in the young autumn leaves in an early stage of their growth. During the spring of 1912, which was quite warm during the latter part of April and in May, there were few or no red spots on the stem leaves of *nutans*. On the other hand, the spring of 1914 was cold during the same period. The stem leaves had formed during this period numerous roundish, red spots, so that the plants up to 3 decimeters high presented a very peculiar aspect for the species particularly as the young leaves were somewhat narrower than normal for this species. The aspect of the stem leaves due to these two characters was so strikingly different from the normal, that it raised the question in my mind as to whether or not the species was changing. However, from observations on the appearance of red spots on the autumnal rosettes in relation to the coldness of the season, I felt confident that the abnormal spotting of the leaves was due to the lower temperature. The narrower width of the leaves (for *nutans*) was also attributed to the coldness of the season and the younger age. This interpretation of the influence of environment on the spotting and narrowing of the stem leaves appears to be justified, for, in June, with the appearance of warmer weather the new leaves on the stem developed to their normal width and were free from



spots. But under no conditions have I observed red spots of this character on the leaves of *pycnocarpa*, although I have examined carefully many rosettes during the autumn, and the stem leaves during the spring. The only reddish spots observed on the leaves of *pycnocarpa* are those due to insect or fungus injury, such coloration for example as usually accompanies injury from *Septoria oenotherae*.

There is another important variation which should be taken into account and clearly understood. This variation consists in the production of annual individuals by biennial species. This is particularly liable to happen in artificial cultures, and sometimes is encouraged by the investigator for the express purpose of saving time. Where seeds are sown during the winter and the seedlings have reached some size by the time the growing season permits transplanting to the garden, the influence of the warm summer season on these more advanced seedlings may stimulate them to early stem growth so that they flower and fruit in a single season. In some cases a large percentage, or the total, of the culture may form annuals, while a small percentage, or none, pass on to the rosette form. Where the species contrasted have autumnal rosettes with strikingly different character composition, the annuals fall far short of presenting the full complexion of the species. This is the case with the two species used as the parents for the cultures described here. The annual forms of *pycnocarpa*, produced in culture in 1913 and again in 1914 came into flower early except those of the lot from a seven-carpeled pod. In the cultures of 1914, the seedlings were transferred from seed pans to 2½ inch pots, and became pot bound before they were transplanted to the garden. No mature rosettes were formed. The later leaves of the rosettes and the lower stem leaves of these annual forms were very strongly toothed over the basal portion, but did not approach the cut condition of the later leaves of mature autumnal rosettes.

In cultures where the seedlings are started early, *nutans* also may present a percentage of true annual forms, or if pot bound as in the cultures of 1914, a large percent may be annual. In the cultures of 1914, some individuals of *nutans* came into flower early in July, others in August and a very few formed only rosettes which were quite well formed early in August, and characteristically mature in September.

The annual forms probably sometimes occur under natural conditions, i. e. on self seeded ground. This may be reasonably inferred from the appearance of annual forms in the culture of 1913 referred



Fig. 2.

This figure includes *Oe. pycnocarpa* and the two hybrid types which have thus far appeared when *pycnocarpa* is the mother. *Pycnocarpa* is in the upper left hand corner; the blend triplet, *hybrida pycnella* is in the upper right hand corner; the twin segregate, *hybrida pycnella* is in the lower left hand corner.

to above where seed was sown in October 1912, on ground recently turned. In such cases no autumnal rosettes are formed. Since the rosette leaves developed in late summer and early autumn present a higher degree of character differentiation and complex than the spring and early summer leaves, the complete life cycle and full expression of the species is not obtained. The annuals of biennial species reach the flowering and fruit period by short-circuiting the complete life history. They are really short-circuit forms. Sometimes in green house cultures seeds falling from ripe pods of a potted plant during the winter, germinate, and under the warm conditions of hot house culture begin stem development early, omitting the rosette stage. Such short-circuit forms in species where late summer and early autumn leaves of autumnal rosettes are strongly cut over the basal portion, and the stem leaves are only slightly cut, or toothed, suggest a variation in the leaves due to the influence of the changed environment, and thus may be misleading. The cycle has been shortened from early rosette leaves slightly cut to lower stem leaves slightly cut, omitting the late formed strongly cut leaves of the mature rosette stage<sup>1</sup>). All gradations sometimes appear between the extreme short-circuit forms and those with the rosette stage complete, the degree of rosette development reached depending on the time at which stem development begins. So far as I am aware the conditions have not yet been analyzed which determine the time of stem development in these annual forms of biennial species.

In connection with this reference to annual forms, it may be of interest to note the tendency to a perennial condition which appears in *Oe. nutans*. I have briefly referred to this tendency in another place<sup>2</sup>). Plants which had matured and gone to seed in late August and early September, put out new shoots with flowers in late September and early October, from the old bare stems. A few of these were potted and taken into the green house where they continued to flower all winter. A few of those in the garden, also in the green house, formed autumnal rosettes at the base of the stem. Those in the garden were put into large pots, one was plunged in the soil of the

---

<sup>1</sup>) Exactly such short-circuit annual forms appeared in an undescribed species, No. 17 of my 1913 cultures, about 50% being short-circuit forms, while the remainder formed mature rosettes with leaves strongly cut over the basal half, which now (1914) are coming into flower.

<sup>2</sup>) Atkinson, Geo. F. Is the biennial habit of *Oenothera*-races constant in their native localities? *Science* N. S. **37**, 716, 717, 1913.

garden for the winter and others were wintered in a cold frame. At the time of publication of the note just cited, the rosettes had passed the winter safely. They formed stems and flowers during the summer of 1913, and one of the plants formed an autumnal rosette again at the base of the stem. This was allowed to stand in the garden during the winter of 1913—14, but as the winter was severe the rosette died.

Another interesting feature of *Oe. nutans* is its amenability to vegetative propagation. The ability to produce new shoots from the mature and bare stems indicates its possible fitness for propagation by cuttings. At my request several cuttings were made by Mr. R. Shore, the head gardener of the Department of Botany, from the mature plants wintered in the green house during 1912—13. When the new young shoots from the mature stems were sufficiently hardened they were cut away with a small portion of the old stem, the tip removed and the cutting then placed in the earth. They rooted well and each formed a cluster of leaves. They were transplanted to the garden in the spring of 1913, where they produced stems and flowers from July until checked by the November cold. One of these formed a rosette at the base of the stem, but it was killed during the severe 1913—14 winter. In its fitness for vegetative propagation by the ordinary method of cuttings, *Oe. nutans* appears to form an exception among the oenotheras so far as at present known. De Vries (25, 1913) propagates them by using the lateral shoot buds of rosettes, but says that for other methods of vegetative propagation the oenotheras are not adapted. (See also Lode-wyks, 1908).

### The $F_1$ hybrids from *Oe. pycnocarpa* and *Oe. nutans*.

In the cultures of 1913, the  $F_1$  hybrids of reciprocal crosses between *Oe. pycnocarpa* and *Oe. nutans* presented three types as stated above. When *pycnocarpa* was the mother (*pycnocarpa*  $\times$  *nutans*) there were two types, which according to de Vries' terminology are twin hybrids. These twins were exactly the same as those obtained in the cultures of 1911—12 from the same cross, so that the results of this earlier culture are confirmed. The uncertainty of the results obtained in the 1911—12 cultures related to the rosette stage which was so seriously parasitized by *Peronospora* that an analysis was impossible, although the adults of 1912 were readily separated into two

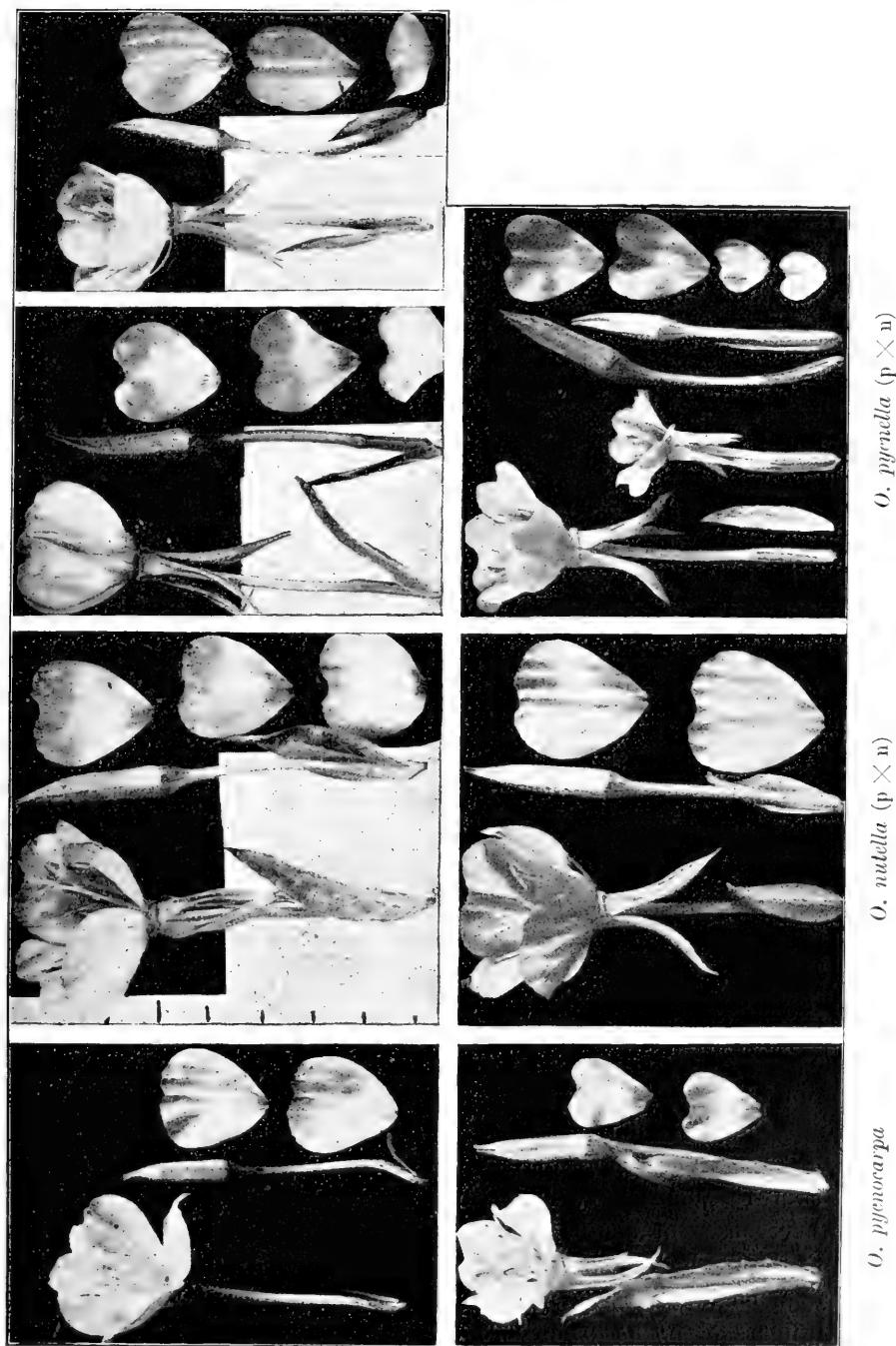


Fig. 3.

This figure shows the flower and bud details. The upper row contains *Oe. nutans* and the three hybrid types when nutans is the mother. The lower row contains *Oe. pycnocarpa* and the two hybrid types when *pycnocarpa* is the mother. The parents are in the first column; the blend triplet, *hybrida nutella*, in the second column; the twin segregate hybrid, *hybrida pycnocarpa*, in the third column; the twin segregate hybrid, *hybrida tortuosa*, is in the upper right hand corner.

distinct hybrid types. In the reciprocal cross i. e., when *nutans* was employed as the mother (*nutans*  $\times$  *pycnocarpa*) three different hybrid types appeared in the first generation. In accordance with de Vries' terminology these would be triplet hybrids. Two of the triplets are identical with the twins obtained from the reciprocal cross, i. e., *pycnocarpa*  $\times$  *nutans*.

Judging the three types of hybrids from the reaction of the vegetative characters of the parents which are brought together in the zygote, one hybrid is a blend, while the other two are segregates. When *nutans* is the mother there is therefore one blend hybrid, and two segregate hybrids. When *pycnocarpa* is the mother there is one blend and one segregate which are identical with the blend and one segregate of the reciprocal cross. It seems reasonable to expect that if the numbers of the culture were large enough the other segregate would also appear when *pycnocarpa* is the mother.

The blend hybrid has flowers with the petals very much like those of *nutans* (though larger). I have named it *hybrida nutella*. The segregate which has thus far appeared on both sides of the reciprocal crosses has flowers with the petals exactly like those of *pycnocarpa*, and has been named *hybrida pynella*. The other segregate which appears when *nutans* is the mother has been named *hybrida tortuosa* from certain features of the rosette stage, while the petals are exactly like those of *nutans*. The principal characters of these hybrids are as follows, given for the sake of comparison in the same order as those given for the two parent species above:

*Oe. hybrida nutella*. Vegetative characters a blend of those of the two parents (F<sub>1</sub> blend). Habit, tall, 1—2 m, lower stem branches numerous, strict but somewhat irregularly spreading, tips reaching above the middle of the main stem and nearly the same level; main stem with high overtop, but intermediate between that of the parents. Autumnal rosettes compact, larger leaves intermediate in breadth, edge character intermediate between the toothed character of *nutans* and the cutness of *pycnocarpa*, flat, plain, red veined, not repand, with red spots in late autumn. Stems light red, or pink (paler than *nutans*), tubercles pink. Stem leaves medium, flat, plain, pink veined. Inflorescence long, rather loose, bracts intermediate between those of the parents, persistent, flower buds longer than in *nutans*, petals large but otherwise very much like those of *nutans*, with tendency often towards the petal characters of *pycnocarpa*, chrome yellow, obovate, not or scarcely

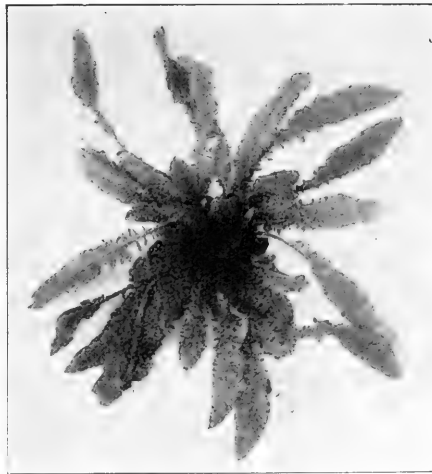
*O. nutans**O. nutella* (n  $\times$  p)*O. pycnella* (n  $\times$  p)*O. tortuosa* (n  $\times$  b)

Fig. 4.

Rosettes (autumnal) of *Oc. nutans* and the three hybrid types of the  $F_1$  generation of the cross, *nutans*  $\times$  *pycnocarpa*. The *Oc. nutans* is in the upper left corner, the segregate twins are in the lower row, *hybrida pycnella* at the left, *hybrida tortuosa* at the right. The blend "triplet", *hybrida nutella*, is in the upper right corner. Observe the broadness and toothedness of the *nutans* leaves in *pycnella*, and the narrowness and cutness of *pycnocarpa* in the leaves of *tortuosa*, the crinkledness and convexity of *nutans* in the leaves of *tortuosa*.

In *nutella* note the intermediate width and edge character of the leaves.

emarginate, eroded, plicate, wilting early. Pods long, somewhat distant forming a loose spike. Fertility, sterile when selfed. Plant flowering for a long period and maturing late.

*Oe. hybrida pynella*. An F<sub>1</sub> segregate, the vegetative characters sorted from those of both parents. Habit, medium,  $\frac{3}{4}$ —1.5 m; lower branches reaching far above the middle height of main stem, somewhat irregularly spreading, tips at unequal height, main stem with rather low overtop. Autumnal rosettes compact, the larger leaves broad, sinuate toothed over basal portion, furrowed, repand, white veined or veins tinged pink, plain or somewhat buckled, red spots in late autumn often appear. Stems green, tubercles green. Stem leaves broad somewhat furrowed, mid veins white or tinged red. Inflorescence medium length, dense or rather loose, bracts green, about as in *pynocarpa*, persistent. Petals exactly as in *pynocarpa*, lemon yellow, cuneate, emarginate, not eroded, not plicate, firm, wilting late. Fertility very high. Plant maturing early.

*Oe. hybrida tortuosa*. An F<sub>1</sub> segregate, the vegetative characters sorted from those of both parents. Habit, tall, 1—2 m, lower branches reaching a little above the middle of the main stem, strict or somewhat curved, tips nearly of equal height, main stem with high overtop. Autumnal rosettes compact; larger leaves narrow, cut over the basal half, convex, strongly crinkled (being narrow they are thus often more or less twisted) red veined, not repand, red spots late in autumn. Stems red, tubercles red. Stem leaves broad, convex, directed strongly downward, red veined, strongly toothed over the base. Inflorescence dense, bracts small, caducous, Petals exactly as in *nutans*, chrome yellow, oboval, not or slightly emarginate, edge eroded, plicate, wilting early. Pods dense, smooth. Fertility very high. Plants maturing late.

The rosettes must be well developed in order to distinguish the differential characters with certainty, but when they are well developed there is no difficulty whatever in distinguishing the three types<sup>1)</sup> Fig. 4).

<sup>1)</sup> The plants were not grown in large enough numbers to determine whether or not there is any regularity in the ratios of the different hybrid types appearing in the first generation. In the cross *nutans* × *pynocarpa* (1913 culture) there were 108 plants in the garden culture. Of these 35 were annual *nutella*, and 10 were annual *pynella*. There were 63 which formed autumnal rosettes, 27 *nutella*, 24 *pynella* and 22 *tortuosa*. Of the reciprocal cross (*pynocarpa* × *nutans*) only 61 plants were grown in the garden. Of these 4 were annual *nutella*, 9 were annual *pynella*. There were 38 which formed autumnal rosettes, 36 *pynella* and 2 *nutella*.



The photographs reproduced in connection with this article present in very graphic form nearly all the characters of the two parents and their three hybrids. The fact that the parents differ by so many con-



*O. pycnocarpa*



*O. nutella* (p  $\times$  n)



*O. pycnella* (p  $\times$  n)

Fig. 5.

Rosettes (autumnal) of *Oc. pycnocarpa* and the two hybrid types obtained in the  $F_1$  generation of the cross, *pycnocarpa*  $\times$  *nutans*.

trast characters, the majority of which under normal culture are so clear cut and strikingly different in the two parents, permits a very satisfactory analysis of the transmission of the characters to the progeny, as well as their composition in the  $F_1$  hybrids.

The habit of the plants is shown in figure 1 and 2, all from biennials. In figure 1 are presented *nutans* and the three hybrid types of the cross *nutans*  $\times$  *pycnocarpa*; *nutans* takes the first place, the  $F_1$  blend (*nutella*) the second, the green stemmed  $F_1$  segregate (*pycnella*) the third, and the red stemmed  $F_1$  segregate (*tortuosa*) the last place. In figure 2 are presented *pycnocarpa* and the two hybrid types of the reciprocal cross *pycnocarpa*  $\times$  *nutans*; *pycnocarpa* in the upper left hand corner, the  $F_1$  blend (*nutella*) in the upper right and the  $F_1$  segregate (*pycnella*) in the lower left.

The habit of the parents is strikingly different, that of the blend (*nutella*) is rather intermediate, while the habit of the green stemmed segregate (*pycnella*) is more like that of *nutans*, and the red stemmed segregate (*tortuosa*) more like that of *pycnocarpa*. The conditions under which the two segregates were grown were not very favorable for the development of the habit. In the green stemmed segregate (*pycnella*) the plants were rather crowded, and also there were a number of rosette branches which crowded the branches from the base of the stem and gave them a more strict habit as in *pycnocarpa*. These rosette branches, which often are as tall as the main stem, were removed before the photographs were taken. They should have been removed when young so that the main stem with its branches would have been free to express the normal habit. In the red stemmed segregate (*tortuosa*) the main stem of all the individuals except one (a small plant) was fasciated so that it did not reach its normal height. The individual represented in figure 1 (last photograph) notwithstanding this condition reaches considerably above the top of the branches. Here the fasciated stem splits into two fasciated ones.

In figure 3 are presented details of the inflorescence<sup>1</sup>). The differences in the petal characters are striking. The upper row contains *nutans* at the left, and then follow in order the three hybrid types (*nutella*, *pycnella* and *tortuosa*) when *nutans* is the mother. The lower row contains *pycnocarpa* at the left, and the two hybrid types (*nutella* and *pycnella*) when *pycnocarpa* is the mother. The petals of

<sup>1</sup>) It was rather late in the season when the flowers of *nutans* and *pycnella* (p  $\times$  n) were made, and the bracts were not quite so large as the earlier ones.

*tortuosa* are clearly those of *nutans*, and the petals of *pycnella* are clearly those of *pycnocarpa*. The petals of *nutella* are often very like those of *nutans*, particularly as regards the plaited characters and oboval form. They are, however, larger than those of *nutans*. The emargination is more pronounced showing more of the *pycnocarpa* character. Sometimes the plaited character is not so pronounced, as is evident in the photograph of *nutella* ( $n \times p$ ). But in many examples the plaited character is very evident. While therefore the petals of this blend hybrid (*nutella*) more strongly resemble those of *nutans* they are modified by those of *pycnocarpa*, the blend in the petal characters being less striking than in the vegetative characters.

The rosettes of *nutans*  $\times$  *pycnocarpa* are reproduced in figure 4, those of *pycnocarpa*  $\times$  *nutans* in figure 5. The one in the upper left hand corner of figure 4 is the mother *nutans*. In the upper right hand corner is the rosette of the  $F_1$  blend, *hybrida nutella*. The *hybrida nutella* rosette of the reciprocal cross (*pycnocarpa*  $\times$  *nutans*) is in the upper right hand corner of figure 5. By a comparison with the rosettes of the parents (the rosette *Oe. pycnocarpa* in the upper left hand corner of figure 5), the blending of the characters, wideness with narrowness, and cutness with toothedness, is very evident.

In the lower left hand corner of figure 4 and 5 are the rosettes of the  $F_1$  segregate, *hybrida pynella*, the one in figure 4 from the progeny when *nutans* was the mother, the one in figure 5 when *pycnocarpa* was the mother. The two have the same composition of character, but the lower one has fewer leaves, selected because the leaf detail could be better represented in the photograph. The photograph shows the selection of the width and toothed character from *nutans*. Furrowedness, white veinedness and repandness come from *pycnocarpa*, but are not shown well in the photograph. At the time the photographs were made furrowedness had not been recognized as a character and considerable effort was made to flatten the leaves down so that the edge characters would appear to better advantage.

In the lower right hand corner of figure 4 is the  $F_1$  segregate *hybrida tortuosa*. This is yet represented only from the progeny when *nutans* is the mother. It has not yet appeared in the cultures of *pycnocarpa*  $\times$  *nutans*. This is quite a remarkable rosette. The larger leaves have the narrowness and cutness of *pycnocarpa*, the crinkledness and convexity of *nutans*, all these characters being clearly represented in the photograph. It has also the red veinedness of *nutans*.

To show leaf character in more detail a composition consisting of four rosette leaves and three stem leaves was photographed for each parent and hybrid. The smaller rosette leaves in the photograph are younger than the large ones. The stem leaves were selected, one near the base, one about midway, and one a short distance below the inflorescence, from the main shoot. These are represented in figure 6 with the exception of the stem leaves of *tortuosa* which were not developed when these photographs were made. The upper row represents *nutans* (pag. 215) (left) and the three hybrid types (*nutella*, *pycnella* and *tortuosa*) when *nutans* is the mother. The lower row<sup>1)</sup> represents *pycnocarpa* (left) and the two hybrid types (*nutella*, *pycnella*) when *pycnocarpa* is the mother.

In the Diagram are tabulated the principal characters which have been studied, in such a way as to show the blending of the contrast characters of the two parents in the F<sub>1</sub> *hybrida nutella*, and also the sorting of characters from the two parents with their recombination into new complexes or mosaics, in the F<sub>1</sub> segregates, *hybrida pycnella* and *hybrida tortuosa*. In the upper line are arranged the characters of *nutans*, in the lower line those of *pycnocarpa*, while in the middle line are arranged those of *hybrida tortuosa*, *hybrida nutella* and *hybrida pycnella*. The lines indicate the source and distribution of characters.

In Table I are given the explanations of the abbreviations in the Diagram.

The analysis of the hybrids as seen by an examination of the Diagram shows a distinct linking or association, of certain characters in their transmission to the F<sub>1</sub> segregate hybrids, *pycnella* and *tortuosa*. The bond between these linked characters is stronger than that of the total composition of either parent, and in the case of certain characters, stronger than the total composition of certain members or organs. This results in a splitting of the total composition of both parents, and also a splitting of the total composition of certain members of the plant body. The splitting, however, occurs almost entirely between characters, not

---

<sup>1)</sup> The photograph of the leaves of *nutella* in the lower row of figure 6 is a duplicate of that in the upper row for this hybrid. It should have been represented by leaves from the progeny when *pycnocarpa* was the mother, since there were many plants from which to choose. That it is not so represented is due to an oversight. It was my impression that a photograph of the leaves of *nutella* on the side of *pycnocarpa* had been made. In November, 1913, when I assembled my photographs I discovered that the one representing this rosette was missing, and it was then too late to make one.

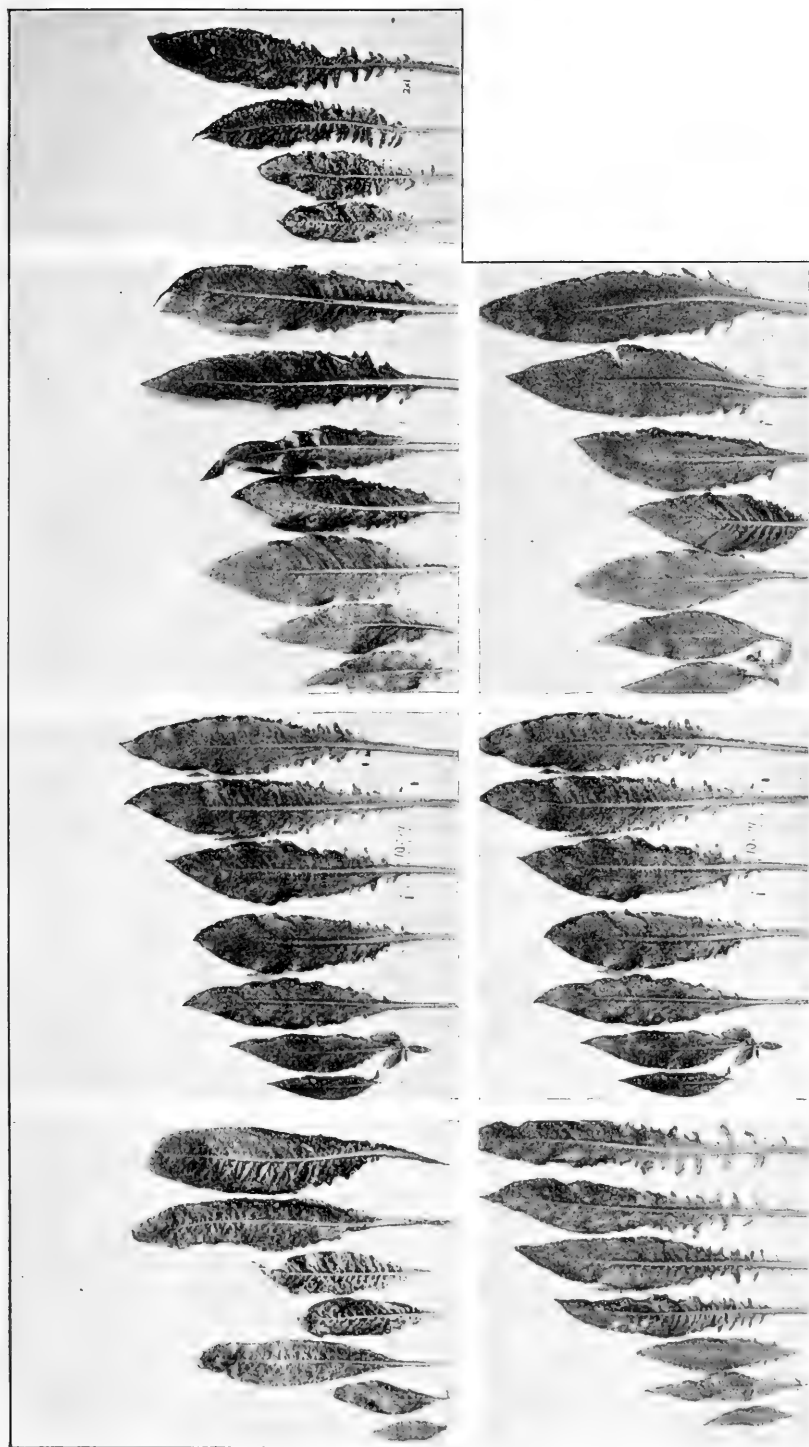


Fig. 6.

Details of rosette- and stem-leaves of parents and hybrids of the reciprocal crosses, all assembled for comparison. *Oc. nutans* and the progeny of the  $F_1$  generation of the cross, *nutans*  $\times$  *pycnocarpa*, in the upper row. *Oc. pycnocarpa* and the progeny of the  $F_1$  generation in the reciprocal cross (*pycnocarpa*  $\times$  *nutans*) in the lower row.

Table I. Key to the abbreviations used in diagram I.

<i>Nutans</i>	<i>Tortuosa</i>	<i>Nutella</i>	<i>Pycnella</i>	<i>Pycnocarpa</i>
<p>Rosette Leaves</p> <p>BT = broad and toothed</p> <p>Cr = crinkled</p> <p>C = convex</p> <p>Rv = red veined</p> <p>Sr = spots red</p> <p>Stem Leaves</p> <p>B = broad</p> <p>C = convex</p> <p>Wt = weakly toothed</p> <p>Rv = red veined</p> <p>Stem</p> <p>R = red</p> <p>Rt = red tubercles</p> <p>Inflorescence</p> <p>Brs = bracts small</p> <p>Brc = bracts caducous</p> <p>Pet = petal characters</p> <p>Pods</p> <p>D = dense</p> <p>S = small</p> <p>Sm = smooth</p> <p>Constitution</p> <p>Ip = immune to peronospora</p> <p>Ab- = attacked by bugs slightly</p>	<p>Rosette Leaves</p> <p>NC = narrow and cut</p> <p>Cr = crinkled</p> <p>C = convex</p> <p>Rv = red veined</p> <p>Sr = spots red</p> <p>Stem Leaves</p> <p>B = broad</p> <p>C = convex</p> <p>(th) = strongly and distantly toothed over base</p> <p>Rv = red veined</p> <p>Stem</p> <p>R = red</p> <p>Rt = red tubercles</p> <p>Inflorescence</p> <p>Brs = bracts small</p> <p>Brc = bracts caducous</p> <p>Pet = petal characters</p> <p>Pods</p> <p>D = dense</p> <p>S = small</p> <p>Sm = smooth</p>	<p>Rosette Leaves</p> <p>M = medium broad</p> <p>Fl = flat</p> <p>Pv = pink veined</p> <p>Sr- = some red spots</p> <p>Stem Leaves</p> <p>M = medium broad</p> <p>Fl = flat</p> <p>Strt = strongly toothed</p> <p>Pv = pink veined</p> <p>Stem</p> <p>P = pink</p> <p>Pt = pink tubercles</p> <p>Inflorescence</p> <p>Bm = bracts medium</p> <p>Bp = bracts persistent</p> <p>Pet = petal characters</p> <p>Pods</p> <p>Lax = lax</p> <p>M = medium size</p> <p>H = hairy</p>	<p>Rosette Leaves</p> <p>BT = broad and toothed</p> <p>F = furrowed</p> <p>R = repand</p> <p>Wv+ = white veined or pink veined</p> <p>Sr- = sometimes red spots</p> <p>Stem Leaves</p> <p>B = broad</p> <p>F = furrowed, but not usually strongly so</p> <p>Wt = weakly toothed</p> <p>Wv+ = white veined or pink</p> <p>Stem</p> <p>G = green</p> <p>Gt = green tubercles</p> <p>Inflorescence</p> <p>Bl = bracts large</p> <p>Bp = bracts persistent</p> <p>Pet = petal characters</p> <p>Pods</p> <p>D = fairly dense</p> <p>La = large</p> <p>H = hairy</p>	<p>Rosette Leaves</p> <p>NC = narrow and cut</p> <p>F = furrowed</p> <p>R = repand</p> <p>Wv = white veined</p> <p>Sn = spots none</p> <p>Stem Leaves</p> <p>N = narrow</p> <p>F = furrowed</p> <p>Strt = strongly toothed</p> <p>Wv = white veined</p> <p>Stem</p> <p>G = green</p> <p>Gt = green tubercles</p> <p>Inflorescence</p> <p>Brl = bracts large</p> <p>Bp = bracts persistent</p> <p>Pet = petal characters</p> <p>Pods</p> <p>D = dense</p> <p>La = large</p> <p>H = hairy</p> <p>Constitution</p> <p>Sp = susceptible to peronospora</p> <p>Ab+ = attacked by bugs</p>

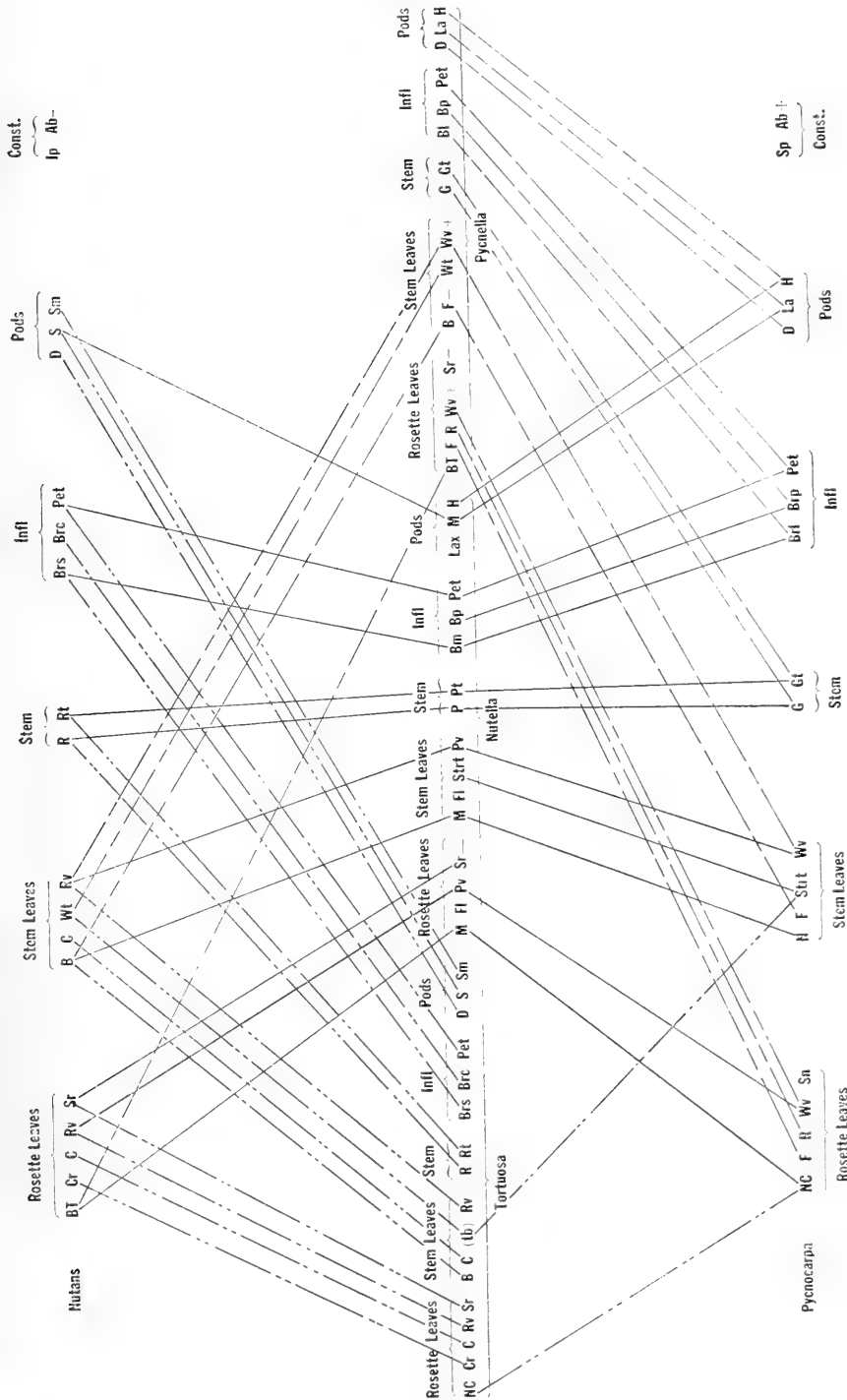


Diagram.

through them, so that certain characters, or groups of characters, are transmitted entire to one or the other of the  $F_1$  segregate hybrids. Examples of this linking or association of characters are as follows: First, habit characters; second, color characters; third, petal characters; fourth, broadness and toothedness of rosette leaves; fifth, narrowness and cutness of rosette leaves; sixth, crinkledness, convexity and red veinedness of rosette leaves; seventh, plainness, furrowedness and white veinedness of rosette leaves (in *hybrida pycnella* the mid veins of the leaves are often tinged with red). The linked characters are inherited as follows by the two  $F_1$  segregates.

In *hybrida pycnella* the habit is taken from *nutans*; the rosettes take the broadness and toothedness of the leaves from *nutans*, the furrowedness, repandness, plainness and white veinedness from *pycnocarpa* (often a trace of red from *nutans*?); the green stem and green tubercles come from *pycnocarpa*; width and edge character of stem leaves come from *nutans*; the size and persistency of the bracts are derived from *pycnocarpa*; all the petal characters come from *pycnocarpa*. It appears that these characters are taken in their entirety from one or the other parent as the case may be and fitted like pieces of mosaic into a new form. A co-operation of these parts of diverse origin is secured which results in a very high state of seed production and fertility, unsurpassed by either parent.

In *hybrida tortuosa* the rosettes take the narrowness and cutness of the leaves from *pycnocarpa*, the convexity, crinkledness and red veinedness of the leaves from *nutans*; the red stem and red tubercles come from *nutans*; size and caducous character of the bracts come from *nutans*; all the petal characters come from *nutans*. The stem leaves take width, convexity and red veinedness from *nutans*, but take strong toothedness over the base from *pycnocarpa*, though there are but a few distant coarse teeth. In 1913 when the analysis of characters was first made, *tortuosa* existed only in the rosette stage. But this  $F_1$  segregate hybrid was so interesting in comparison with its counterpart of the total rosette composition of the two parents, that I had provisionally formulated an expectation of the vegetative characters of the adult *hybrida tortuosa*. On the basis of this expectation the adult *tortuosa*, from the total vegetative characters of the parent adults, would take those characters complementary to the ones combined in the mosaic *pycnella*. *Hybrida tortuosa* thus on this calculation would have the width and toothed characters of the stem leaves of *pycnocarpa*, but would inherit



the deep red stem character, the red tubercles, petal and pod characters of *nutans*, as well as its high fertility.

The only failure to fulfil these expectations is in the character of the stem leaves which are those of *nutans* in all respects save the edge character. The few, coarse, distant teeth over the basal half is the only character by which the adult stage can be distinguished from *nutans* unless it be that of habit.

While all the contrast vegetative "unit" characters possessed by the two parents are transmitted, each in its entirety, to the two F<sub>1</sub> segregates, some to *pycnella*, the others to *tortuosa*, the F<sub>1</sub> blend, *hybrida nutella*, inherits all, or a very large proportion of the contrast characters of the two parents. In such a case it is impossible for both characters of the "allelomorphic pair" to express themselves in their completeness. Each is modified by the other member of the pair so that an intermediate state between the two contrast characters is attained. The "allelomorphic pairs" blend. In the rosettes, the broadness and toothedness of *nutans* blend with the narrowness and cutness of *pycnocarpa*; the convexity and crinkledness of *nutans* blend with the furrowedness of *pycnocarpa* and the leaves are flat or nearly so. A very few rosettes had leaves slightly crinkled, but they were easily distinguished from those of *tortuosa*. There are no real intergrading forms between the three hybrids, though each one shows slight fluctuations. The red color of the stems and tubercles of *nutans* blends with the green of *pycnocarpa* and an intermediate state of coloration (pink) results. The small bracts of *nutans* blend with the large ones of *pycnocarpa* and bracts of an intermediate size appear on *nutella*.

The F<sub>1</sub> blend hybrid (*nutella*) presents a very interesting case of sterility. When the inflorescence is covered with paper bags, or other screen to prevent insects from bringing foreign pollen to the stigma, no seeds are developed. Though the pods often attain a considerable size and give the impression that seed is being formed, they are found to be hollow, and finally die. This is not due to a failure in pollination, for like the parents, and others of the smaller flowered *Oenotheras*, pollination takes place in the bud. In the summer of 1912, when it was discovered that protected flowers were not setting seed, a large number were hand pollinated, using not only pollen from the same flower in some cases, but cross pollinations between two individuals were also made. From all these hand pollinations, only one pod developed a few seeds. From these seeds two plants were raised, one of which came

into flower. It was a typical *nutella*. During the summer of 1913 a much larger number of hand pollinations were made. Several inflorescences were also protected by covering with paper bags. In no case did seed develop. A large number of hand pollinations were again made in 1914, using not only *nutella* ( $n \times p$ ) but *nutella* ( $p \times n$ ). No seed was obtained.

The sterility of the blend hybrid (*nutella*) is not due to sterility of the pollen or egg cells. Flowers which are unprotected, if visited by bees which have access to parents or other species, growing in proximity, set an abundance of viable seed. When hand pollinated, using pollen from either parent, from *hybrida pycnella*, *hybrida tortuosa*, from *Oe. grandiflora*, *Lamareckiana*, and some other species, an abundance of viable seed is formed. The pollen is well formed, showing a very small and no greater percentage of poor grains than either of the parents. It is effective when placed on the stigma of either parent, on *hybrida pycnella* and *hybrida tortuosa*, on *Oe. grandiflora*, *Lamareckiana* and other species.

The cause of the sterility of *hybrida nutella*, therefore, has not been determined. But it may be due to a lack of correlation in certain of the physiological processes among the blended "factors", or characters, inherited from the two parents. Or it may be due to a lack of blending among some of the homologous characters, structures or physiological processes or parts of the inflorescence. If a complete and equal blending of all homologous "characters" of the inflorescence took place, it may be that the reproductive processes would present as high a degree of efficiency as the vegetative processes have. That the phenomenon of blending homologous characters does not take place among all the homologous characters of the inflorescence is shown by the petals which are far more like those of *nutans* than of *pycnocarpa*. The blending of certain parental characters in the inflorescence, the taking over of others in their entirety from one parent with the exclusion of their homologues, and possibly the incomplete blending or unequal sharing in the union of others may produce an organization ineffective for the reproductive processes. Certain of the "qualities" or properties combined in the egg, or pollen, or both, may lack the reciprocal influences necessary to a union of sperm and egg, although sperm and egg are effective in other combinations. It is also possible that certain physiological properties may retard the growth of the pollen tube when the flowers are selfed, but may not be effective against the growth of the tube from foreign pollen.

Whatever may be the nature of the lack of a reciprocal working of the reproductive mechanism in *hybrida nutella* it cannot be attributed to irregularities in the meiotic division preceding the formation of the pollen such as have been shown to take place by Juel (639—641, 1900) in *Syringa rothomagensis* (a hybrid of *S. vulgaris* and *S. persica* according to Focke 255, 1881), where typical mitotic figures are rare in the first division of the gonotokonts. In the atypical cases a process intermediate between mitosis and constriction occurs, a number of chromosomes appear to go to the daughter nuclei undivided, some are left in the cytoplasm. He suggests that there is a lack of mixing of the nuclear substance. Irregularities have also been shown by Rosenberg (1903, 1904, 1909) in a hybrid between *Drosera rotundifolia* and *D. longifolia* where there is a difference in the number of chromosomes in the two parents; by Cannon (133, 1903) in a *Gossypium* hybrid (*G. barbadense*  $\times$  *herbaceum*) where some pollen mother cells divide normally, others abnormally; and by Metcalf (109, 1901) in *Gladiolus* hybrids where two spindles were observed, presumably due to a repulsion between the paternal and maternal chromosomes so that they remain in separate groups. These and similar abnormalities in meiotic division may explain the sterility of pollen in certain hybrids. Strasburger (609, 1904) makes the interesting suggestion that the difficulties resulting in the formation of imperfect pollen occur in synapsis of the heterotypic division. But, as stated above, this cannot account for the sterility of *hybrida nutella*, unless during synapsis (or other critical moments in the formation of the gones) there is such an association of physiological "properties" or "tendencies" in the pollen and embryo sac of such a nature as to prevent the reciprocal working of the sperm and egg of *hybrida nutella* when brought together, but permits reciprocal working when either sperm or egg mates with a germ cell from related forms.

The blend, *hybrida nutella*, is thus a striking instance of an intermediate hybrid which is self sterile, but in which the sterility is not due to an impairment of the fertile condition of either the pollen or egg cells.

The three hybrids present an interesting correlation between their hybrid constitution and their relative state of sterility or fertility. *Hybrida nutella* inherits the tendencies or dispositions for all the vegetative characters of both parents. Or if we put it in form of a metaphor, it inherits all the talents of its parents and attempts to make use of all, but only reaches a mean between them. The vegetative

characters are a blend. Certain flower structures are combined in such a way as to produce an inefficient reproductive machine and sterility results, although both pollen and egg cell are efficient in other combinations. This blend hybrid may be compared to a man who inherits from his ancestors talents for carpentering, horse shoeing, engineering, etc., and tries to cultivate all. He attains excellence in none, and does not reach the high state of efficiency in the service of society nor in personal success that he might have reached had he cultivated only one of these talents, or a harmonious group of business, intellectual and social qualities. He becomes merely a "jack of all trades". *Hybrida pycnella* on the other hand, while "inheriting" in its egg cell all of the same characters, sorts out an effective combination of dispositions or "talents", which do not blend, but occupy their full measure of space and character. It cultivates these, and reaches a very high state of efficiency in its reproductive structures for it possesses a very high degree of fertility. The same can be said of *hybrida tortuosa* which sorts out different characters from the same inheritance in its egg cells, characters which are complementary to those selected by *hybrida pycnella*.

New or changed qualities in *hybrida pycnella*, *nutella* and *tortuosa*. In addition to the morphological characters which appear to have been derived from the parents without modification, other than that of blending or recombination, some interesting changes, progressive or retrogressive, have been observed in *hybrida pycnella*, *nutella* and *tortuosa*. In the F<sub>1</sub> segregate hybrid, *hybrida pycnella*, the most striking change which has thus far been noted is the earliness in maturity of the annual forms. It has been observed that *nutans* matures earlier than *pycnocarpa*. *Pycnella*, which derives its habit from *nutans*, is an early maturing form. In fact in the annual condition it matures far earlier than annual forms of *nutans* or *pycnocarpa*. In the summer of 1913, many of the earlier annual forms of *pycnella* were mature early in August. The dry season probably had some influence in hastening the maturity of these early individuals, but annual individuals of *nutans* continued to blossom until the middle of September. Stem formation and flowering begins much earlier in the annual forms of *hybrida pycnella* than in the annual forms of *nutans* even when the seedlings are of the same age and transplanted to the garden on the same date. Seeds of *hybrida pycnella* sown directly in the garden in April, the soil tilled thereafter, produced about 50 % early flowering forms which

matured early. Seed of *pycnocarpa* sown directly in the garden in a row parallel to *pycnella* flowered soon after *pycnella* of the same culture, but continued to flower until frost. The only early flowering annuals of *nutans* which I have obtained were the few which appeared on dry untilled soil where the seed was sown the previous autumn. These were small stunted individuals, smaller than the early annuals of *pycnella* in cultivated soil. They matured early producing a far less abundant crop of pods and seed than the early maturing individuals of *pycnella*. The seed of *hybrida pycnella* as well as that from all crosses in which *pycnella* was one of the parents, germinated quickly and abundantly, the seedlings are strong and grow rapidly.

Another feature in which the annual forms of *pycnella* differ from either parent is the less dense inflorescence. Consequently the pods are not so crowded as they are in either parent grown as biennials, though the pods are large and crowded with seeds. So far as the parents are concerned, the biennial forms are stocky, and there is a great tendency to fasciation in the stocky individuals on rich soil, much more so in *pycnocarpa* than in *nutans*. In fasciated forms the inflorescence is always more dense, and the pods very much crowded. A very crowded condition of the inflorescence in case where distinct fasciation of the axis is not clear may, in reality, represent an incipient state of fasciation. No fasciation has been as yet observed in *pycnella*, whether annual or biennial forms. While the petals of *pycnella* are usually of the same size as those of *pycnocarpa*, and smaller than those of *nutans*, under certain conditions not yet determined they are larger even than those of *nutans*, in size sometimes resembling those of *nutella*.

In the F<sub>1</sub> blend hybrid, *hybrida nutella*, besides the sterility resulting from the lack of correlation in some part of the reproductive machinery, there are some striking modifications in the inflorescence. As already stated, the petals are larger than those of *nutans* which in turn has larger petals than *pycnocarpa*. The flower buds also average longer, and the spread of the flower is greater<sup>1</sup>). The cause of this

---

<sup>1</sup>) In *Oe. pycnocarpa* the spread of the open flower is 20—35 mm, the petals average about 15 × 15 mm.

In *Oe. nutans* the spread of the open flower is 35—42 mm, the petals are 18—22 mm long × 15—20 mm broad.

In *Oe. hybrida nutella* the spread of the open flower is 50—55 mm, the petals are 20—25 mm × 20—22 mm broad.

progression in the size of the flower has not been determined. It is not accompanied by increased size of other members of the plant body. Possibly it may bear some correlation to the self sterility, since certain forms of sterility in plants are sometimes accompanied by more showy flowers. It is known also that some hybrids are larger than either parent, but the increase in size here relates only to parts of the flower. The stigma does not overtop the stamens as in many of the large flowered open pollinated *Oenotheras*.

Another striking modification in *hybrida nutella* is the lax inflorescence and the consequent lax relation of the pods. This is a characteristic of the annual as well as of the biennial forms.

While *hybrida pycnella* matures early, the annual forms very early, *hybrida nutella* matures late. The annual forms of *nutella*, even though they flower early, continue to flower until killed by frost in November. It would seem therefore that the earliness of *nutans* is not only inherited by *pycnella*, but also that a progression in this quality has taken place so that the earliness of maturity is intensified. On the other hand, the lateness of *pycnocarpa* is inherited by *nutella* and there appears to have occurred a progression of the quality of lateness in this hybrid.

In *hybrida tortuosa* the edge character of the stem leaves is peculiar, the basal half having fewer teeth than either parent, over the same extent, but the teeth are the size, but not the shape of those of *pycnocarpa*. *Tortuosa* is the only one of the hybrids thus far which is fasciated, all of the individuals except one presenting this character in a marked degree, so that the over top of the main stem is not what it otherwise would be. *Tortuosa* also continues to flower longer than *nutans*, this character as well as that of fasciation probably being drawn from *pycnocarpa*.

Difference in habit between annual and biennial forms. The habit of the annual forms of the two hybrids, *pycnella* and *nutella*, is shown by my cultures thus far to be quite different. The plants are lower in stature, and this is true of annual forms of *pycnocarpa* and *nutans*. The lower branches are more spreading, especially those arising in the axils of the rosette leaves, but to some extent also, the lower stem branches. The wider spreading branches with the lower stature gives to the plant quite a different habit from that of the biennial forms. This variation in form must be taken into account in any comparison of the hybrids with their parents. The habit varies also accord-

ing to the time in the season at which stem development begins. The earlier in the season stem formation and branching begins, the more nearly normal will the habit be according to my observations. If stem development is postponed until August or September the lower branches diverge at a wider angle, and often grow for some distance nearly or quite parallel with the surface of the ground, the free end usually curved more or less strongly upward. Many of these branches may be as long or longer than the central axis, but the upward curving tip may not reach the same height as the main stem. This peculiarity has been observed in *hybrida pycnella*, *hybrida nutella* and the cultures of *pycnocarpa* referred to above where the seed was sown directly in the soil of the garden in April, 1913; also in early flowering annuals grown from seedlings transplanted to the garden in 1914. The wide spreading habit of the lower branches has not been observed in *nutans*, no late stem forming annuals of this species having appeared in 1913. In 1914 a few plants flowered as annuals and the basal branches were more wide spreading than in the biennial forms.

Among the 1913 cultures of *pycnocarpa*, where seeds were sown in the green house during March, and the seedlings later transplanted to the garden, only 2 out of 120 plants formed stems and flowers during the first season. Stem development began late in the season, toward the middle or last of August. In one plant the main stem was inclined at an angle of about  $45^{\circ}$ , and the branches arising from the base of the stem were wide spreading. In the other plant stem development was somewhat later. The main stem only developed. This stem grew parallel with the ground and was so rigid that it could not have been brought to the erect position without breaking. As stated above, these two annual forms started too late to mature seed, since there was a severe frost September 10th.

In another race of *Oenothera* from Ithaca, No. 17 of my cultures, a large percentage of annual forms occurred in transplanted seedlings in 1913. Some of these began stem development early enough to mature seed. The branching of these forms was near the normal. But those which began stem development from about the middle of August presented a wide departure from the normal, due to growth of the lower branches nearly or quite parallel with the surface of the ground, and at a distance from the main axis of 3—5 dm, and then curved upward. In another species from Ithaca, *Oenothera angustissima* Gates (1913), in my cultures of 1913, seedlings transplanted to the garden, a very

small percentage attempted stem development. Two plants came into flower in September. The branches were somewhat more wide spreading than in the normal forms. Two others began stem development in September forming three or four stems each. None of these stems grew erect. All were prostrate and applied closely to the ground. During the latter part of September and October a dense rosette was formed at the tip of each of these prostrate branches, but no roots had formed. The plants with a large central rosette, and several smaller ones on prostrate stems 2—3 dm from the central rosette presented a very peculiar appearance.

The longer stem development is postponed during the first season, the more mature and characteristic are the rosettes. In cultures where a percentage only come to stem development during the first season, and these individuals begin stem development at different periods from June to September, great variation in the stem and branching habit, and variation in the size and maturer characteristics of the rosettes is present; the more nearly mature and characteristic the rosettes are in these annual forms, and the more advanced the season so much the more variable may be the habit of the stem stage.

These variations are epigenetic. They indicate a wide range in the morphological complex, among the individuals of certain species, races or hybrids. The amplitude of this variation is linear, i. e., it extends along the line of the life cycle, which becomes short or long, simple or complex, according to epigenetic conditions. But the lateral variations or fluctuations do not meet nor transgress the limits between the species, races or hybrids.

In addition to the morphological evidence that there are no intergrading forms between the hybrids, very strong evidence is furnished by the high state of fertility in *hybrida pycnella* and *hybrida tortuosa*, which practically show no variability in this respect, and the almost or quite complete self sterility of *hybrida nutella*.

What all of the conditions are which influence this variation in the length of the life cycle, and the lesser or greater degree in the full expression of the maximum characteristics, is difficult to determine. For example, it is difficult to judge the stimulus which determines the beginning of stem development in the annual forms, which in some cases may occur at almost any time during the season. But when stem development begins, it appears to serve as a stimulus which checks the further development of the rosette, so that the rosettes are arrested in



development at different periods. Soil conditions such as fertility, moisture content, etc., probably play a part. The formation of wide spreading branches, particularly branches which grow for a considerable distance nearly parallel with, or on the surface of the ground, appears to bear some relation to temperature, especially to the seasonal cold of late summer and autumn.

The autumnal cold seems also to have a great influence in arresting the full development of petal characters. The petals are smaller and the form changes. Those of *pycnocarpa* and *pycnella* lose the notched character and the angles become more rounded. Those of *nutans* and *nutella* become smaller also. In this depauperate condition the petals of the two parents and of the two hybrids are more difficult to distinguish. Depauperate petals may appear also on old plants which are nearly mature. Another variation might be mentioned here, which all students of the evening primroses probably have observed. During the autumn, the flowers, instead of opening at nightfall, tend to open at any time of day, and remain fresh for a longer period.

The behavior of *Oe. nutans* and *pycnocarpa* compared with other wild species of *Oenothera*. De Vries (30—59, 1913) has shown that the production of but one form of hybrid in the first generation of a cross between old, or wild species of *Oenothera*, of the section *Onagra*, is the general rule. But the hybrids from reciprocal crosses are often different in type (De Vries, 471, 1903; 30, 1913). The hybrids in these reciprocal crosses often resemble the pollen parent strongly, i. e. they are strongly patroclinous (*Oe. biennis*  $\times$  *muricata*, etc.). The parents of such crosses he terms *heterogamous species*. A few of the wild species he has shown to be *isogamous*, i. e. the single hybrids of reciprocal crosses are identical (*Oe. hookeri*, *cockerelli* and *strigosa*, see de Vries, 59, 1913). The behavior of *Oe. nutans* and *pycnocarpa* in reciprocal crosses does not conform to either of the types of behavior found by de Vries to be characteristic of the heterogamous or isogamous species which he has studied. So far as the vegetative characters are concerned patrocliny cannot be ascribed to either of the hybrids, for the characters are either blended (in *hybrida nutella*) or sorted and distributed about equally from the parents to the two segregate hybrids (*pycnella* and *tortuosa*).

In the segregates, while certain characters resemble those of one parent, other characters resemble those of the other parent and it is difficult to say which set of characters dominates. But even if one hybrid

should be judged to indicate patrocliny in one cross, the same hybrid appears in the reciprocal cross where it would be a case of matrocliny for the same hybrid. While the behavior of *pycnocarpa* and *nutans* in reciprocal crosses is similar to that of isogamous species, in that the hybrid production in one cross is the same in the reciprocal cross there are two to three different hybrids instead of one as in the wild isogamous species studied by de Vries. The behavior is distinctly different then from that of isogamous species like *Oe. hookeri*, *cockerelli* and *strigosa*. Nevertheless, since the same types of hybrids are produced on each side in reciprocal crosses, it seems to indicate that the same heritable characters are transmitted in the pollen and egg cells. In this respect the parents (*pycnocarpa* and *nutans*) behave like isogamous species, but differ from such isogamous species as *Oe. hookeri*, *cockerelli* and *strigosa* in the production of several distinct hybrid types all of which, in their vegetative characters are blends, or recombinations of the parental characteristics.

Constancy of the hybrids in the second generation. De Vries has found that the majority of *Oenothera* hybrids are constant in the second and succeeding generations, though there are a few exceptions to this rule. Seed from two different plants of *hybrida pycnella* has been grown, and all the plants of the second generation repeated the *pycnella* type both in the annual and biennial forms. Under the usual circumstances seed from a larger number of plants should be used in order to determine whether the second and following generations are constant or not. But the fact that de Vries has found the majority of *Oenothera* hybrids to be fixed from the first, and constant in the succeeding generations, I feel reasonably sure that *hybrida pycnella* is a constant hybrid. It represents, therefore, an interesting type of hybrid in which there is produced in the first generation of a cross, a new creation having the important characteristics of fixity of type or constancy, a high degree of fertility, rapid germination and growth and earlier maturity than either of its parents.

### Interpretations of splitting in the first generation.

Segregation of characters in the zygote versus segregation in the gonotokonts. The sorting and blending of the characters which make up the constitution of the two parents (*nutans* and *pycnocarpa*), into the two segregate hybrids (*pycnella* and *tortuosa*) and

blend hybrid (*nutella*), occurs in the zygote or fertilized egg. Therefore it is of a very different type from that which takes place in Mendelian segregation, due according to general belief to a qualitative, or differential division or reaction, in the gonotokonts. The qualitative division, or segregation of "unit" characters in Mendelian segregation, is by many believed to find its explanation in the peculiar cytological processes occurring in the meiotic divisions (heterotypic and homöotypic — together called "allotypic" divisions by Strasburger, 3, 1904) giving rise to the pollen grains and embryo sac. No such qualitative division is known to take place regularly in the fertilized egg, and cannot be invoked to explain zygotic segregation. In the angiosperms the first divisions of the fertilized egg do not result in free cell or free nuclear-formation, any one or several of which may develop embryos, but some of the products of the first divisions are definitely left behind in the suspensor and other cells. In certain of the gymnosperms there is a regular process in the division of the fertilized egg nucleus into four or more free nuclei, several of which are capable of forming independent embryos. But here, as in the angiosperms, no regular cytological processes occur which are at all comparable to the meiotic divisions in the gonotokonts, upon which a theory of segregation of unit characters could be built up.

Very little is known of the cytological process in the fertilized egg of plants so far as it relates to the more critical stages in the organization of the nuclear figure for the first division and the behavior of the paternal and maternal chromosomes in the organization of a working relation in the new diploid nucleus. Guignard (1890) describes and figures the spindle for the first division of the fertilized egg in *Lilium Martagon*, which is preceded by a double gnarl stage representing the paternal and maternal nuclear chromatin skeins, but the separate chromatin skeins were not observed in the successive divisions. The formation of the paternal and maternal chromosomes and their mutual behavior in the organization of the diploid nuclear complex for reciprocal action in the new organism also was not observed. In *Pinus strobus* Margaret C. Ferguson (1901, 1904) has shown that while the sperm and egg nuclei are in close contact the spindle is organized between them, while the paternal and maternal chromosomes form from the chromatin network of the sperm and egg respectively and move to the nuclear plate of the spindle. In two successive divisions the paternal and maternal chromosomes are formed in separate groups. But their

final arrangement and relation as cell wall formation and the morphogenic processes begin in the embryo were not determined. Strasburger (20, 1904) attempted to study the nuclear spindle for the first division in the fertilized egg and the organization of a working relation of the chromosomes in *Funkia* and *Galtonia*, where the chromosomes are of different sizes, but was unable to accomplish the desired result because of the rarity of seed formation. While he has observed several division stages in the fertilized egg in *Iris sibirica* and *Triticum vulgare*, he discovered nothing unusual. The difficulties met with in the study of the cytological processes of the first division of the fertilized egg in plants appear to be very great. But this should not deter plant cytologists from undertaking the problem, for it is an important and critical stage in the life cycle of plants which deserves investigation.

While our knowledge of the behavior of the paternal and maternal nuclei in the fertilized egg is so meager that we cannot build upon it with any great degree of assurance a theory of the organization of hybrids from the union of the parental characteristics represented in the egg and sperm, several hypotheses of segregation into distinct hybrid types may be considered.

1st. Is the production of twin and triplet hybrids due to the mutating condition of one of the parents? According to de Vries (109, 1913) segregations in the first generation are the result of peculiar, or real, mutation crosses. These were first described by de Vries (1907) in crosses when certain wild species of *Oenothera* from the sand dunes of Holland, *Oe. biennis*, *Oe. muricata*, were employed as the mother, and *Oe. Lamarekiana* or certain of its mutants were used as the pollen parents. Two types of hybrids are obtained in the first generation from such crosses. These he designates "twin hybrids". Both are intermediate hybrids, but on close inspection are found to be quite distinct. One has broad flat leaves of a bright green and is named *Oe. laeta*. The other has narrow, furrow-shaped leaves of a grayish green and is more hairy. This is *Oe. velutina*. The *laeta* strongly resembles *Lamarekiana*, the pollen parent, while *velutina* strongly resembles the mother (*biennis* or *muricata* as the case may be) or, rather, strongly resembles the "egg cell type" or "egg cell constitution" of the mother (See de Vries, 74—84, 1913). Further examples of segregation in the first generation with the formation of twins, and even triplets and quadruplets, were described by de Vries in 1909 and 1913, in which *laeta* and *velutina* types, as well as other types, appear.

Davis (1910) has also shown that crosses of certain wild species (*grandiflora*  $\times$  *american* "biennis") give rise to twin hybrids in the first generation, one of the twins resembling one parent, while the other resembles more the other parent of the cross. But "the characters of the parents, as presented in each cross, were so blended that as regards measurements of parts, habit, texture, foliage, etc., the average for each set of hybrids would probably present a fair mean between the two parents concerned". "No character of either parent was discovered which appeared as dominant in these hybrids of the  $F_1$  generation"<sup>1</sup>).

De Vries interprets this segregation in the first generation as due to the mutating character of one of the parents (*Lamarckiana* or certain of its mutants) with its consequent splitability of constitution, combined with the splitting power of the constitution of another parent. This proceeds from his hypothesis (112, 1913) that the segregations in the first generation rest on the presence of labil pangens (in the mutating species) and are brought forth through the meeting of these with antagonistic pangens in the inactive state (in the other parent).

In the case of the two species considered here (*pycnocarpa* and *nutans*) it does not appear probable that, in the first generation from crosses, the segregation into twin and triplet hybrids can be explained on this interesting hypothesis formulated by de Vries for mutation crosses. We have no evidence that either of the parents concerned is in a mutating condition. For two generations they have been grown in quite large numbers, have proven constant and given no evidences of the production of new forms by mutation. The constitution of the hybrids is quite different from that of the twin hybrids described by de Vries from mutation crosses. If we consider certain leaf characters only, the two segregate hybrids resemble the *laeta* and *velutina* twin hybrids of de Vries, since *pycnella* has broad leaves, while *tortuosa* has narrow and paler green leaves. But these characters along with others are taken without modification from the parents. If *pycnella* resembles *nutans* in the width of the leaves, it resembles *pycnocarpa* in the furrowedness, repandness and somewhat darker color, it also resembles *pycnocarpa* in the color of the stem, and *nutans* in the toothed character of the (rosette) leaves, and in habit. If *tortuosa* resembles *pycnocarpa* in the narrowness of the leaves, it resembles *nutans* in the convexity and crinkledness of the (rosette) leaves, in the color of the

---

<sup>1</sup>) The type of the american "biennis" is not given.

stem, and *pycnocarpa* in the cutness of (rosette) leaves. They are not intermediates in the sense that one hybrid resembles one parent modified by the constitution of the other as in *laeta* and *velutina*, but are mosaics formed by a recombination of the characters of the parents. The real intermediate hybrid is *nutella* in which the vegetative characters are blended very much according to the usual type in many species crosses. In mutation crosses, according de Vries, there is a splitting of the entire constitution (gametic) so that all the vegetative characters are split, not sorted as in *pycnella* and *tortuosa*<sup>1</sup>). The production of the twin segregate hybrids (*pycnella* and *tortuosa*) and the blend (?triplet) hybrid (*nutella*) in the first generation of crosses between these two wild species appears to be of a different type from the production of twin hybrids in mutation crosses. The twin segregates (*pycnella* and *tortuosa*) are also of a very different type from the twin hybrids obtained from the cross, wild *grandiflora*  $\times$  american "*biennis*" by Davis (l. c. 1910), since many characters of the parents dominate in the one or the other segregate, but different characters from the two parents dominate in each of the hybrids.

The three different hybrid types (twins and triplet) in the F<sub>1</sub> generation of crosses between *Oe. pycnocarpa* and *Oe. nutans* differ from the mutation crosses described by de Vries in another respect. In the mutation crosses triplets are formed only when the mutant parent is an inconstant race, for example *Oe. lata* which is pure female. The pollen of *Oe. lata* is sterile, except in certain *lata* forms derived by splitting in the first generation of a cross. When *Oe. lata* is pollinated with *Oe. hookeri*, *cockerelli*, *biennis Chicago* etc., the splitting in the first generation produces the twins *laeta* and *velutina*, and in addition a third form which is *lata* repeated, but slightly modified. The most common modified form of this *lata* arising by splitting in the first generation of a cross shows a resemblance to *laeta* forms and is called *lata-laeta*. This is the "triplet". Very often a fourth form also appears (quadruplet) which is the *lata* with *velutina* characters (*lata-velutina*). Triplets and quadruplets in mutation crosses are only known to appear when one of the parents is an inconstant race, and besides the splitting in the F<sub>1</sub> generation into twins, *laeta* and *velutina*, the inconstant race

---

<sup>1</sup>) The "mosaics" presented by the twin segregates (*pycnella* and *tortuosa*) are of a different nature from that described by Blaringhem (107, 1913) in F<sub>1</sub> generations between different species of barley.

repeats itself. The repeated form is modified by *laeta* characters (the "triplet") and rarely a small percentage is modified by the *velutina* characters ("quadruplet"). This is strong additional evidence that the twin and triplet hybrids in the first generation of crosses between the wild species, *Oe. pycnocarpa* and *Oe. nutans*, represent a type of segregation different from that manifested in mutation crosses, and does not appear capable of explanation on the same hypothesis.

2nd. Theory of a dissimilar gametic constitution. Some of the exceptional results obtained in cultures of the evening primroses, it has been suggested, are due to a dissimilar constitution of the gametes. In de Vries' interesting studies on the behavior of heterogamous species he has developed a very ingenious method for the analysis of the gametic constitution of these species which he terms "gamolysis" (61, 1913). This analysis appears to show that the pollen constitution of such species as *Oe. biennis*, *muricata* and most other heterogamous species is not only quite different from that of the egg cell constitution of the same species, but that in crosses between such species the pollen constitution predominates. Since the reciprocal hybrids between *biennis* and *muricata* strongly resemble the pollen parent, the heritable characters of each species are almost wholly transmitted by its pollen. The facies of *biennis*, or *muricata* made up of the patent characters, represents the pollen type, or constitution, of the species. The egg cell type, or constitution, of such species can only be determined by crossing with other species over which the unknown egg cell constitution is dominant. This can only be determined by trial, but the analysis shows that the egg cell type of *biennis* is very different from that of the pollen type.

The patent characters, or constitution of *biennis*, or *muricata*, is not exactly the same as the pollen type of the species. In self fertilization the pollen type, or constitution, is somewhat modified by the egg cell type. Since the phenomenon of partial sterility of the pollen and ovules is widely distributed in the *Oenotheras*, de Vries (87, 1913) suggests, as one of the possible explanations of patrocliny in heterogamous species, a qualitative differentiation of the pollen and egg cells during the meiotic divisions preceding their formation. According to this hypothesis certain pollen grains would bear only the paternal hereditary characters, while others would bear only the maternal hereditary characters, and a like differentiation would take place preceding the formation of egg cells. Now if in *biennis* for example all the pollen grains bearing the maternal hereditary characters should be sterile, and

all the egg cells bearing the paternal characters likewise were sterile, then *biennis* would be a hybrid by the union of the paternal and maternal hereditary characters.

As de Vries remarks (l. c. 1913) other explanations of patrocliny are possible, and the one above mentioned would need other reinforcing hypotheses. To apply the hypothesis of a dissimilarity of the gametes in the parents to the production of the twin and triplet hybrids from reciprocal crosses between *Oe. pycnocarpa* and *nutans* would require several very ingenious reinforcing hypotheses to account for the blending of the vegetative characters in one hybrid and a sorting and redistribution of parental characters in two other  $F_1$  generation hybrids. It would require several different kinds of functional gametes in one or both parents, and in such a case the progeny of the parents in self fertilization would split up into different types in the  $F_1$  generation, which is not the case.

In certain animals it is known that two kinds of sperms, are produced, but these relate to sex determination and a cytological basis for their dissimilar nature has been found in chromosome differences. No cytological evidence of dissimilar gametes in plants has been discovered. The hypothesis is an interesting one, but it is still a hypothesis and would necessarily become very complex if one should attempt to apply it to the  $F_1$  segregations described in this paper.

3rd. Theory of a differential division or sorting in the zygote. This theory, like several other theories of heredity, rests on the assumption of a material basis for the hereditary "characters", and that more or less definite parts of the chromatin, or other portions of the cell are responsible for, or bear in some way, the heredity "tendencies" or "factors" of the organism. The theory of material bearers for the factors supplying the impulse for the repetition in the progeny of characters or processes possessed by the parent has, at the present time, a very large following. Whether or not the hypothesis expresses even a small measure of the truth underlying the mysterious processes of inheritance, it has served, and will for some time serve, an important purpose in stimulating investigation on the rôle of cell structures, and on the practical operations of plant and animal breeding. In the use of such expressions as "bearers of characters", "factors", or "tendencies", etc., we do not imply that in any manner the characters of the adult are preformed in minute particles of the cell substance, nor that every minute character of the adult is represented by a cor-



responding particle of the "germ plasm". The implication is, rather, that portions of the hereditary substance bear materials which tend to repeat processes in the cells of the progeny which have led, in the preceding generations at similar stages of development of the individual and under like epigenetic conditions, to the expression of those forms, etc., which we call "characters".

It is well known that language handicaps us in the use of terms which may be objectionable from some points of view, or which are inadequate to express our conceptions of life processes. But if we are to give expression to our ideas "words" must be used. With this apology I proceed to outline briefly a hypothesis which may offer an explanation of the production of the "twin" segregate hybrids, and the blend "triplet" in the  $F_1$  generation of reciprocal crosses between *Oe. pycnocarpa* and *Oe. nutans*.

We have seen that the parent species differ by a large number of homologous but contrasting characters. When the bearers or factors for these qualities meet in the zygote, by the entrance of the sperm of one species into the egg of another, we may conceive that the situation is very different from that where the sperm of one species enters the egg of the same species. In the latter case homologous but like factors, or tendencies, meet in the zygote. Because of this and also because of the long history of similar processes in the past, they form a reciprocal working organization with comparative ease. But the situation is very different in interspecific crosses where the homologous characters are so strikingly different. The homologous factors or tendencies of each pair are more or less foreign to each other. The organization of a reciprocal action is more difficult. This is shown by the great difficulty of securing progeny in many interspecific crosses, and the failures in many more. The different positions which the bearers of the factors, or tendencies, occupy as they approach the nuclear plate of the first division in the zygote may well be due in a large measure to chance. In this way different combinations might establish a working relation in different eggs.

If we now apply this hypothesis to the  $F_1$  hybrids from the reciprocal crosses of *Oe. pycnocarpa* and *Oe. nutans*, an explanation of the origin of the different hybrid types may be formulated as follows. In the blend, *hybrida nutella*, the factors representing pairs of homologous contrasting characters approach the nuclear plate in such a way as to form a mutually reciprocal working combination of all the vegetative

characters, and the result is a blending of these characters. In the case of the two segregates, *hybrida pycnella* and *hybrida tortuosa*, certain groups of the linked factors or tendencies are so situated that in some eggs one combination forms a working relation, while in other eggs another combination succeeds in effecting an organization. The material representing the groups of characters not entering into any one working combination, may then be left behind in the first suspensor cell of the embryo, or cast out in the cytoplasm, or may become subordinated. The material in the first suspensor cell, as is well known, plays no part in the formative processes of the new individual, since this cell is side-tracked by the basal wall formed during the first division of the zygote. That chromatic materials, or whole chromosomes, are sometimes thrown out in the cytoplasm, and that there also occurs an unequal distribution of chromosomes to opposite ends of the spindle has been abundantly demonstrated. It occurs particularly at critical periods in the ontogeny, for example in meiotic divisions of certain hybrids (Rosenberg, 1904, 1909) and mutating plants (Gates, 1914). The zygote of the first generation of interspecific crosses is certainly a critical period in the ontogeny, and the number of cases known where various hybrid types arise in the  $F_1$  generation is strong evidence in support of a hypothesis for some sort of erratic behavior of the cellular structures from widely different parentage when they first meet in the zygote.

This theory of a differential division or sorting in the zygote is not limited to the idea of the permanent loss of certain parts of the hereditary substance by unequal distribution of chromatin or cytoplasmic elements at the time of the first cell division in the zygote. The division, or separation, of material in which lie the "factors" or "tendencies" for various characters, and their sorting, may take place in such a way that not only do those most favorably situated by chance to organize a working relation make up the complex of directive forces in the morphogenic and physiologic processes of the new organism, but the material in which resides the other "factors" not entering into this particular working combination, may thus be rendered inactive, or subordinated to such a degree that the action of these factors is not appreciable to our finite judgment. Or in some cases the effect of the subordinated factors may be expressed in a very slight degree. This may account for the frequent manifestation of red color in the mid vein of the leaves of *hybrida pycnella* several times alluded to above. In other cases it

may account for a small measure of what appear to be fluctuating variations in other characters.

4th. The zygotaxis theory. This interesting theory was proposed as a provisional hypothesis by Swingle in 1898, and further elaborated by him in 1913, for the different types of hybrids appearing in the first generation of interspecific crosses. It rests on the assumption of the chance arrangement of the parental chromosomes in different positions in different zygotes, at the time of their fusion, or association, this being the period when a rearrangement would be more likely to occur. According to this hypothesis the chromosomes situated near the cytoplasm would be better nourished and would because of their position and better fed condition exercise a greater influence on the formative processes of the cell than those chromosomes more distant. Thus in some zygotes chromosomes representing certain factors or qualities would lie in a more favored position. In other zygotes chromosomes representing other qualities or factors would be the favored ones. The arrangement of the chromosomes which is assumed in any given zygote is maintained during the ontogeny, and thus different hybrid types arise according to the different chromatin plans determined in the zygote. The association and configuration of the sperm and egg chromosome complex in the zygote Swingle (1913) terms, zygotaxis.

If we now apply this hypothesis in explanation of the  $F_1$  hybrids obtained in the reciprocal crosses between *Oe. pycnocarpa* and *Oe. nutans*, it will emphasize their peculiar composition and behavior in contrast with the usual first generation hybrids. In the case of the blend, *hybrida nutella*, which is a true intermediate hybrid so far as the vegetative characters are concerned, all the homologous contrasting chromosomes representing these characters would be paired and all have an equally favored relation to the cytoplasm. Their arrangement would correspond to that of "interspecific hybrids" resulting from "violent cross breeding" (Swingle, 391, 392, 1913). The *hybrida nutella* is self sterile in accordance with the expectation in such crosses, but the self sterility is not due to "incomplete synapsis" since the pollen as well as the egg cell is efficient in other combinations, and the entire reproductive mechanism is unimpaired so far as one can determine.

In *hybrida pycnella* the chromosomes representing the broadness and toothedness of the rosette leaves of *nutans* would occupy the favored position in the zygote, while those representing the crinkledness and convexity of the *nutans* rosette leaves would occupy an unfavorable

position. The chromosomes from *pycnocarpa* representing furrowedness and repandness of rosette leaves would occupy a favorable position, while those representing narrowness and cutness would be in an unfavorable position. The chromosomes for green stems and green tubercles from *pycnocarpa* would enjoy a favorable position, those for red stems and red tubercles from *nutans* an unfavorable one. The chromosomes representing the petals of *pycnocarpa* are in a favorable position, while those from *nutans* are unfavorably situated. In this case the favorably situated chromosomes dominate, the unfavorably situated ones have no influence. "Synapsis" is unimpaired, it is neither "imperfect" nor "false", and the hybrid is highly fertile, and segregation does not take place in the second and succeeding generations. In a certain sense *hybrida pynella* is an intermediate hybrid since it possesses characters from both parents. But since these characters are inherited in their entirety, it may be regarded as a segregate. In *hybrida tortuosa*, the indications are for the reverse supposed arrangement of the chromosomes in the zygote.

The provisional hypothesis which I have suggested in the previous paragraph, of a differential division or sorting in the zygote, was briefly outlined (Atkinson, 835, 1914) before I became aware of Swingle's zygotaxis theory. It is very similar to it in some respects, particularly in the chance association of the bearers of "factors" from the two parents in the  $F_1$  zygotes and in the equal rôle played by each member of a homologous pair in the production of true intermediate hybrids or blends. But it differs from Swingle's theory in regard to "chromosome" constitution of the two segregate hybrids (*pynella* and *tortuosa*). It is in reality a modification of the zygotaxis hypothesis. There is not, however, any cytological evidence that the positional arrangement of chromosomes in the cells of hybrids bears any relation to their morphological characters.

5th. The reaction theory. In view of the fact, which seems to be now quite well established, that certain hereditary qualities are governed by enzymatic action, it may not be improbable that all the factors, or bearers, may work through enzymatic or catalytic or other chemical processes. But when the substances mixed are alike in all cases and the conditions are the same, it is not intelligible, from a chemical point of view, why in some eggs one reaction should take place, while in others the reactions should be totally different. Even if we accept in principle the reaction theory, the different reactions

taking place in different hybrid eggs seem to point to a differential division or segregation of material portions or regions of the hybrid egg cell.

### Literature cited.

- Atkinson, Geo. F., 1913: Is the biennial habit of *Oenothera* races constant in their native localities? *Sci. N. S.* **37**, 716, 717, 1913.
- 1914: Segregation of characters in first generation hybrids from stable species of *Oenothera*. *Sci. N. S.* **39**, 256, 1914 (idem. 3, 4, in separate for Bot. Soc. Am.)
- 1914: Segregation of "unit characters" in the zygote of *Oenothera* with twin and triplet hybrids in the first generation. *Sci. N. S.* **39**, 834, 835, 1914.
- Bartlett, H. H., 1913: Systematic studies on *Oenothera*, III, New species from Ithaca. *N. Y. Rhodora* **15**, 81—85, 1913.
- Blaringhem, L., 1913: Sur l'hérédité en mosaïc. *C. R. et Rapp. IV<sup>e</sup> Conference internationale de génétique* (Paris 1911), 101—131, text figs. 1—19, 1913.
- Cannon, W. A., 1903: Studies in plant hybrids: The spermatogenesis of hybrid cotton. *Bull. Torr. Bot. Club* **30**, 133—172, pls. 7, 8, 1903.
- Davis, B. M., 1910: Genetical studies on *Oenothera* I. Notes on the behavior of certain hybrids of *Oenothera* in the first generation. *Am. Nat.* **44**, 108—115, 1910.
- Ferguson, Margaret C., 1901: The development of the egg and fertilization in *Pinus strobus*. *Ann. Bot.* **15**, 435—479, pls. 23—25, 1901.
- 1904: Contributions to the knowledge of the life history of *Pinus* with special reference to sporogenesis, the development of the gametophytes and fertilization. *Proc. Washington Acad. Sci.* **6**, 1—202, pls. 1—24, 1904.
- Focke, W. O., 1881: Die Pflanzenmischlinge. Ein Beitrag zur Biologie der Gewächse. 1881.
- Gates, R. R., 1913: A new *Oenothera*. *Rhodora* **15**, 45—48, pls. 100, 101, 1913.
- and Thomas, N., 1914: A cytological study of *Oenothera mut. lata* and *Oe. mut. semilata* in relation to mutation. *Quar. Jour. Micr. Sci.* **59**, 523—571, text fig. 1—4, 1914.
- Guignard, L., 1890: Études sur les phénomènes morphologiques de la fécondation. *Bull. Soc. Bot. France* **36**, C—CXLVI, pls. 3—5, (1888) 1890.
- Juel, H. O., 1900: Beiträge zur Kenntnis der Tetradenteilung. *Jahrb. f. wiss. Bot.* **35**, 626—659, pls. 15, 16, 1900.
- Lodewyckx, J. A., 1908: Vegetative vermenigvuldiging van *Oenothera*'s. *Diss. Amsterdam*, 1908.
- Metcalf, H., 1901: *Proc. Nebr. Acad. Sci.* **7**, 109, 1901.
- Rosenberg, O., 1903: Das Verhalten der Chromosomen in einer hybriden Pflanze. *Ber. deutsch. Bot. Ges.* **21**, 111—117, pl. 7, 1903.
- 1904: Über die Tetradenteilung eines *Drosera*-Bastardes. *Ber. deutsch. bot. Ges.* **22**, 47—51, pl. 4, 1904.
- 1909: Cytologische und morphologische Studien an *Drosera longifolia* × *rotundifolia*. *Kungl. Sven. Vet.-Akad. Handl.* **43**, 1—64, text figs. 1—33, pls. 1—4, 1909.
- Strasburger, E., 1904: Über Reduktionsteilung. *Sitzungsber. Akad. Wiss. Berlin* **1914**, 587—615, text figs. 1—9, 1904.

- Strasburger, E., 1904: Histologische Beiträge zur Vererbungsfrage I. Typische und allotypische Kernteilung. *Jahrb. f. wiss. Bot.* **42**, 1—71, pl. 1, 1904.
- 1908: Chromosomenzahlen, Plasmastrukturen, Vererbungsträger und Reduktionsteilung. *Jahrb. f. wiss. Bot.* **45**, 479—570, pls. 1—3, 1908.
- 1909: Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts, Apogamie, Parthenogenesis und Reduktionsteilung. *Hist. Beitr.* **7**, I—XVI, 1—123, pls. 1—3, 1909.
- Swingle, W. T., 1898: Some theories of heredity and the origin of species considered in relation to the phenomena of hybridization. *Bot. Gaz.* **25**, 111—113, 1898.
- 1913: Variation in first generation hybrids (imperfect dominance): its possible explanation through zygotaxis. *C. R. et Rapp. IV<sup>e</sup> Conférence internationale de génétique*. Paris, 1911. 381—394, text figs. 1—10, 1913.
- de Vries, H. 1903. *Die Mutations-Theorie*, **2**, 1903.
- 1907: Twin hybrids. *Bot. Gaz.* **44**, 401—407, 1907.
- 1908: Über die Zwillingsbastarde von *Oenothera nanella*. *Ber. deutsch. Bot. Ges.* **26A**, 667—676, 1908.
- 1909: On triple hybrids, *Bot. Gaz.* **47**, 1—8, 1909.
- 1911: Über doppeltreziproke Bastarde von *Oenothera biennis* L. und *O. muricata* L. *Biol. Centralbl.* **31**, 97—104, 1911.
- 1913: Gruppenweise Artbildung, unter spezieller Berücksichtigung der Gattung *Oenothera*. Berlin, 1913.
-

# Gute, harte und leere Samen von *Oenothera*.

Von **Hugo de Vries**.

(Eingegangen am 20. Januar 1916.)

Je eingehender man die Spaltungserscheinungen bei den verschiedenen Arten von *Oenothera* untersucht, um so mehr zeigt es sich, daß die numerischen Verhältnisse hier keine konstanten Zahlen sind. Sie wechseln in deutlicher Weise mit der Lebenslage und lassen sich in manchen Fällen fast willkürlich vergrößern oder verringern. Dieses gilt sowohl für die Spaltungsprozente, welche man nach Kreuzungen und namentlich in der ersten Bastardgeneration beobachtet<sup>1)</sup>, als, wenn auch in viel geringerem Grade, für die Prozentsätze, in denen neue Formen durch Mutationen hervorgebracht werden<sup>2)</sup>. Besonders scharf tritt diese Erscheinung bei den heterogamen Mutanten hervor, wie bei *O. scintillans*, *O. cana* und unter gewissen Bedingungen auch bei *O. lata*<sup>3)</sup>. Diese bilden Rassen, welche sich in jeder Generation in zwei Formen spalten. Die eine gleicht der Mutter, die andere aber der ursprünglichen Art, aus der die Mutation hervorgegangen war, in den betreffenden Fällen also der *O. Lamarckiana*. Die Individuen der ersteren Gruppe spalten sich stets wieder, diejenigen der zweiten bleiben aber nach Aussaat konstant, und sind äußerlich nicht von der Stammart zu unterscheiden. Unter mittleren Bedingungen finden die Spaltungen nach gleichen Verhältnissen statt; bei ungünstiger oder besonders vorteilhafter Kultur können sie weit von der Mittelzahl — 50 % — abweichen.

---

<sup>1)</sup> Über amphikline Bastarde, Ber. d. d. bot. Ges., Bd. XXXIII, S. 461—468.

<sup>2)</sup> Über die Abhängigkeit der Mutationskoeffizienten von äußeren Einflüssen. Ber. d. d. bot. Ges., Bd. XXXIV, S. 1—7.

<sup>3)</sup> New dimorphic mutants of the *Oenotheras*. Botanic. Gazette 1916

Um möglichst normale Spaltungszahlen zu erhalten, pflege ich in meinen Kulturen die kräftigsten Individuen für die Bestäubungen auszuwählen. Es empfiehlt sich dieses ja auch aus anderen Gründen und namentlich wegen der besseren Aussicht auf eine gute Keimkraft der Ernte, wie man im folgenden sehen wird. Die Beurteilung der zu Samen-trägern auszuwählenden Pflanzen geschieht am besten vor der Blüte, in der ersten Periode der Stengelbildung, also meistens im Juni. Sie beruht offenbar auf Schätzung und läßt sich nur sehr annähernd durch Zahlen wiedergeben. Aus diesem Grunde habe ich mich bemüht, ein Merkmal ausfindig zu machen, welches als ein zuverlässiges Maß der individuellen Kraft benutzt werden könnte. Es gibt mehrere solcher Merkmale. Im vorliegenden Aufsatz werde ich die Keimkraft der Samen als solches vorschlagen, und zu zeigen versuchen, wie sie von äußeren Einflüssen abhängt. Die Keimfähigkeit der Samen von *Oenothera* ist aber eine sehr komplizierte Erscheinung, und ein eingehendes Studium ist somit erforderlich, um eine richtige Einsicht zu bekommen. In diesem Aufsätze werde ich mich wesentlich auf das Studium der reifen Samen beschränken; die mikroskopische Untersuchung habe ich bis jetzt nur soweit vorgenommen, als erforderlich war, um mich persönlich von der Richtigkeit der grundlegenden Untersuchungen Renners zu überzeugen<sup>1)</sup>. Seine Beobachtungen kann ich durchaus bestätigen, wenn auch meine Deutung eine ganz andere ist. Für einzelne neue Gruppen von Erscheinungen möchte ich mir aber die mikroskopische Untersuchung ausdrücklich vorbehalten. Bevor man aber eine solche mit Aussicht auf Erfolg anfangen kann, ist eine Orientierung über die ganze Gruppe der einschlägigen Arten, sowie ihrer Bastarde und Mutanten, erforderlich. Ich habe in den beiden letzten Wintern mehr als 750 Proben von je 200 Samen ausgezählt, und dieses läßt sich offenbar auf mikroskopischem Wege wohl nicht erreichen.

## A. Das Keimen im Keimschrank.

Es handelt sich bei diesem Studium im wesentlichen um den prozentischen Gehalt der Samenproben an gut ausgebildeten Keimen. Dieses läßt sich unmittelbar durch Anschneiden bestimmen. Doch habe

---

<sup>1)</sup> O. Renner, Befruchtung und Embryobildung bei *Oenothera Lamarckiana* und einigen verwandten Arten. Flora, N. F., Bd. VII, Heft 2, S. 115—150, Taf. XII und XIII.



ich vorgezogen, meine Samen zuerst keimen zu lassen, nach einigen Tagen die gekeimten auszuzählen und erst nachher die nicht gekeimten Exemplare zu öffnen, um ihren Inhalt zu prüfen. Es erleichtert dieses die Arbeit ganz bedeutend, und hat nebenbei gewisse andere Vorteile. Unter diesen hebe ich hervor, daß die Keimkraft mancher Samenproben klein ist, und daß man bei der Aussaat die Größe des Saatquantums nach der Keimkraft regeln kann, um einerseits einen zu geringen Bestand und andererseits ein schädliches Gedränge der Keimlinge in den Schüsseln zu vermeiden. Dazu kommt, daß der Inhalt sich aus eingeweichten Samen bequemer hervorpresen läßt als aus trockenen.

Die Samen der *Oenotheren* keimen vorzüglich in geschlossenen Glasröhrchen, wenn man sie in einer kapillaren Wasserschicht an der Seite hängen läßt<sup>1)</sup>. Ich benutze Röhren von etwa 10 cm Länge und 1,5 cm Weite, welche mit einem Korke verschlossen werden, weiche die Samen zuerst mehrere Stunden in Wasser ein, erneuere dieses, falls es durch die ausgelaugten Substanzen braun gefärbt wird, gieße es dann ab, verteile die Samen über eine Seite der Glaswand möglichst gleichmäßig und lege die Röhrchen dann im Keimschrank zum Keimen aus. Die schnellste und vollständigste Keimung findet nach meiner Erfahrung etwa bei 30° C statt. Jeden zweiten Tag werden die gekeimten Exemplare ausgezählt und entfernt, wo möglich immer bevor sie die Samenhaut abstreifen. Am Schlusse werden die noch übrigen Individuen mit einer harten Stahlnadel mit umgebogener Spitze zerdrückt. Aus einigen tritt dann der Keim heraus, aus anderen der leere Embryosack, aus anderen nichts.

Ich bezeichne als gute Samen diejenigen, welche unter diesen Bedingungen innerhalb sechs Tagen zu keimen anfangen; sie keimen auch in den Keimschüsseln leicht und sicher. Die übrigen keimhaltigen Samen nenne ich harte. Diejenigen, welche bei dieser Prüfung keinen Keim aufweisen, nenne ich leer oder taub.

Mehrfach habe ich die gekeimten Samen täglich gezählt. Man erhält in dieser Weise Kurven über den Verlauf der Keimung. Einige Arten keimen rasch, andere langsam. Bei *O. biennis* und *O. suaveolens* fiel das Maximum auf den zweiten Tag, bei *O. atrovirens* (*O. cruciata*) auf den vierten, bei *O. biennis* *Chicago* auf den fünften usw. Nach sechs Tagen pflegen fast alle Samen gekeimt zu sein, dann aber treiben im Keimschrank noch wochenlang vereinzelte Exemplare ihre Würzelchen

<sup>1)</sup> Biolog. Centralbl., Bd. XXXV, No. 4, S. 166.

hervor. Die harten Samen keimen nach Aussaat im Garten zum Teil nach einem Jahre, zum Teil noch später, einzelne sogar nach 7—10 Jahren. Beim Aufbewahren im trockenen Zustande sterben auch die harten Samen allmählich ab. Da sich aber auch die toten Keime deutlich von den leeren Samen unterscheiden lassen, habe ich mehrfach ganz alte Samenproben für meine Untersuchung benutzt. Viele Bastardtypen konnten in dieser Weise studiert werden, ohne daß es erforderlich wäre, dazu die Kulturen und die Kreuzungen zu wiederholen.

Die Ermittlung des Gehaltes an Samen, welche innerhalb kurzer Frist keimen können, hat noch einen weiteren Vorteil. So keimen z. B. die Samen der Mutanten *O. gigas*, *O. rubrinervis* und *O. nanella* verhältnismäßig rasch und vollständig, während andere Mutanten in dieser Hinsicht bei *O. Lamarckiana* zurückstehen. In einer selbstbefruchteten Samenprobe dieser letzteren Art werden aus diesem Grunde die raschkeimenden Mutanten im Vorteil sein, die übrigen aber im Nachteil, oder m. a. W. die Koeffizienten für die ersteren werden etwas zu hoch, für die letzteren etwas zu niedrig ausfallen. Doch sind die Differenzen nach meinen bisherigen Erfahrungen so klein, daß sie in den Zahlen nicht klar zum Ausdruck gelangen.

Ebenso wichtig wie das Auszählen der Samen nach der Keimung ist dasjenige der trockenen Samen beim Anfang des Versuches. Mit Ausnahme einer wenigen ungenügenden Ernten habe ich stets 200 Samen für jede Probe ausgezählt. Das Ergebnis werde ich immer in Prozenten mitteilen, unter Abrundung nach unten, falls die Zahl eine unebene war. Die Geertsschen Samen werden nicht mitgezählt. Sie betragen zwar etwa die Hälfte der ganzen Menge, werden aber nicht befruchtet und kommen über das Stadium der Samenknospen vor der Befruchtung nicht merklich hinaus. Bekanntlich kommen sie in allen Arten der Gattung *Oenothera* mit ihren zahlreichen Untergattungen vor<sup>1)</sup> und bilden somit keine spezielle Eigenschaft der mutierenden Arten. Die übrigen Körner werden möglichst vollständig gezählt. Die Samenproben habe ich in der Ernte von 1914 meist je einer Frucht entnommen, in 1915 aber aus 5—6 aufeinander folgenden Früchten derselben Rispe, in früheren Jahren aus je 8—10 Kapseln einer Traube. Es ist sehr wesentlich, bei der Ernte keine Samen zu verlieren. Dazu werden die

---

<sup>1)</sup> J. M. Geerts, Beiträge zur Kenntnis der Zytologie und der partiellen Sterilität von *Oenothera Lamarckiana* 1901, S. 93. Vergl. auch: The coefficient of mutation in *Oenothera biennis*, Botanical Gazette Vol LIX No. 3, 1915, S. 177.

Früchte entweder abgepflückt, bevor sie sich öffnen, oder mit Draht zugebunden, bis sie geerntet werden können. Die Samen werden dann von etwa vorhandenen Stückchen der Fruchtwand und von den meisten Geertsschen Samen durch Abblasen gereinigt unter sorgfältiger Vermeidung von Verlusten von tauben Körnern. Doch sind diese in den meisten Proben so selten, daß geringe Verluste keinen merklichen Einfluß auf das Ergebnis haben.

Um eine möglichst vollständige Keimung zu erzielen, benutze ich die von mir beschriebene Methode des Einpumpens<sup>1)</sup>. Auch bei wochenlangem Liegen im Keimschrank oder in der Erde keimt oft nur ein Teil der keimfähigen Samen, bisweilen nur ein geringer Prozentsatz. In Versuchen, in denen man auf geringe Unterschiede der Verhältniszahlen großen Wert legt, reicht das Ankeimen ohne Einpumpen bei weitem nicht aus. Preßt man aber das Wasser unter hohem Druck, z. B. von 8 Atm. in die feinen Risse der harten Samenschale hinein, so beschleunigt man das Aufquellen der Samen und es bleiben, in guten Samenproben, fast keine harten Samen mehr übrig. Bei den hier zu beschreibenden Keimungsversuchen habe ich dieselbe Methode stets angewandt, wenn auch nicht aus dem erörterten Grunde, aber einfach darum, weil das Auszählen der gekeimten Samen bequemer ist als das der harten.

## B. Der normale Gehalt der Samen an Keimen.

Um eine sichere Grundlage für die Beurteilung der komplizierteren Erscheinungen bei gewissen mutierenden Arten sowie nach Kreuzungen zu erhalten, habe ich zunächst die Samen einer größeren Anzahl von systematischen Arten geprüft. Ich gebe zunächst diese Werte, unter der Bemerkung, daß sie die Summe der gekeimten und der harten, keimhaltigen Samen in Proben von je 200 Stück, in Prozenten ausgedrückt, angeben<sup>2)</sup>.

Als kleinblütige Arten sind diejenigen bezeichnet, welche Blüten von der Größe von *O. biennis* oder kleiner haben. Unter den übrigen sind die Blüten von *O. grandiflora* und *O. suaveolens* nur wenig größer als bei *O. biennis*, die anderen Arten haben aber auffallend große und schöne Blumen, welche untereinander nur wenig in der Größe abweichen.

<sup>1)</sup> Über künstliche Beschleunigung der Wasseraufnahme in Samen durch Druck. Biol. Centralbl., Bd. XXXV, Nr. 4, 1915, S. 161.

<sup>2)</sup> Dieselbe Bedeutung haben die Zahlen in allen folgenden Tabellen.

## a) Kleinblütige Arten.

Arten	Kultur	Proz. Keime		
<i>O. Alsbergi</i> . . . . .	1915	94	90	—
<i>O. atrovirens</i> . . . . .	1915	92	—	—
<i>O. biennis</i> . . . . .	1910	93	95	—
" . . . . .	1912	96	—	—
" . . . . .	1913	82	83	—
<i>O. biennis sulfurea</i> . . . .	1914	93	97	97
<i>O. biennis Chicago</i> . . . .	1910	85	84	91
" . . . . .	1913	89	90	—
" . . . . .	1914	92	94	—
<i>O. Cockerelli</i> . . . . .	1914	89	84	79
<i>O. syrticola</i> . . . . .	1912	95	95	98
" . . . . .	1913	94	—	—
<i>O. von North Town Junction</i>	1913	92	92	84

Für einige Arten wurde nur ein Individuum geprüft; für die meisten zwei, drei oder mehrere, oft in aufeinander folgenden Jahren. Die Zahlen für die untersuchten Individuen sind einzeln angegeben.

Wie man sieht, sind die Samen der aufgeführten Arten nahezu alle keimhaltig. Es können somit die in der Tabelle verzeichneten Zahlen als die Andeutung eines normalen Keimgehaltes betrachtet werden.

Über die einzelnen Arten ist folgendes zu bemerken: *O. biennis*, *O. biennis Chicago* und *O. Cockerelli* sind die unter diesen Namen in meinem Buche über die „Gruppenweise Artbildung“ beschriebenen Arten; die Samen entstammten denselben Kulturen. *O. atrovirens Bartlett* wurde dort als *O. cruciata Nutt*, und *O. syrticola Bartlett* als *O. muricata L.* aufgeführt. *O. Alsbergi* ist eine neue Art desselben Verfassers, von der ich im Herbst 1913 Samen erhielt und seitdem zwei Generationen kultivierte. Sie ist niedrig, mit dichtem dunklem Laube und sehr kleinen Blüten und weicht auch sonst von den übrigen Arten meines Versuchsgartens bedeutend ab. Die unbeschriebene Form vom Orte North Town Junction bei Minneapolis habe ich dort 1904 gesammelt und seitdem in mehreren Jahren kultiviert. Eine Fruchttraube ist in meinem Buche auf S. 35 in Fig. 10 abgebildet<sup>1)</sup>. *O. biennis sulfurea* ist die bereits

<sup>1)</sup> Leider sind a. a. O. die Unterschriften der beiden Trauben verwechselt worden; die linke Figur mit dem lockeren Stande der Früchte bezieht sich auf die hier untersuchte Art.

von Tournefort erwähnte, in Europa zumeist mit *O. biennis* L. zusammenwachsende Varietät mit schwefelgelben Blüten, welche sowohl in den Versuchen von Klebahn<sup>1)</sup> als auch in den hiesigen Kulturen mehrfach durch Mutation aus der Art hervorgegangen ist. Die untersuchten Samen wurden von einem Exemplare der zweiten Generation einer 1913 entstandenen Mutante genommen.

### b) Großblumige Arten.

Arten	Kultur	Proz. Keime			
<i>O. argillicola</i> . . . . .	—	87	—	—	—
<i>O. franciscana</i> . . . . .	1914	94	—	—	—
<i>O. grandiflora</i> . . . . .	1913	81	81	76	79
" . . . . .	1914	88	—	—	—
" . . . . .	1915	59	65	75	—
<i>O. Hookeri</i> . . . . .	1910	96	97	—	—
" . . . . .	1913	94	91	—	—
<i>O. Lamarckiana</i> . . . . .	1914	35	47	47	—
<i>O. Lam.</i> von Bingen . . .	1915	36	—	—	—
<i>O. suaveolens</i> . . . . .	1915	36	37	31	—
<i>O. suav.</i> von Coimbra . . .	1914	45	36	40	—

Die vier ersten Arten dieser Gruppe schließen sich, in ihrem Keimgehalt, den kleinblütigen Arten an. Für *O. Lamarckiana* und *O. suaveolens* sind die Werte niedriger als 50%. Dieses hat sich in allen weiteren Untersuchungen bestätigt, und ich werde deshalb diese beiden Arten fernerhin getrennt von den übrigen behandeln.

Für *O. Lamarckiana* ist die Sachlage durch die bereits erwähnten Untersuchungen Renners aufgeklärt worden. Hier führen die meisten tauben Samen einen Keim, der zwar befruchtet worden ist, sich aber nicht weiter als durch etwa zwei aufeinander folgende Zellteilungen entwickelt hat. Nach den Studien Morgans mit der Fliege *Drosophila* könnte man dieses durch die Annahme eines letalen Faktors erklären, d. h. durch die Unwirksamkeit einer für die normale Entwicklung in jenem Stadium unerläßlichen Eigenschaft<sup>2)</sup>. Es ist anzunehmen, daß im Mittel etwa die Hälfte der Keime in dieser Weise frühzeitig absterben. Auf

<sup>1)</sup> H. Klebahn, Jahrb. Hamb. Wiss. Anst. XXXI, 1913.

<sup>2)</sup> Morgan, Sturtevant, Muller, Bridges, Mechanism of Mendelian heredity. 1915.

eine Kritik der Rennerschen Auffassungen werde ich aber erst am Schlusse eingehen. Für *O. suaveolens* verhält sich die Sache ähnlich, doch muß ich das mikroskopische Studium dieser Art für eine getrennte Behandlung vorbehalten.

In bezug auf die zwei Arten mit „halbem Keimgehalt“ ergeben sich aber aus unseren beiden Tabellen einige wichtige Schlüsse. Beide Arten mutieren stark; dieses kommt aber auch bei *O. biennis*, *O. grandiflora* und *O. biennis Chicago* vor<sup>1)</sup>. Eine ursächliche Beziehung zwischen dem halben Keimgehalt und dem Mutieren gibt es somit nicht. Ferner wird *O. Lamarckiana* von mehreren Arten in *Laeta* und *Velutina* gespalten. Dieses gilt aber auch von *O. grandiflora*, wie Davis gefunden hat<sup>2)</sup>, aber nicht von *O. suaveolens*, welche selber in ihren Kreuzungen mit der *Lamarckiana* die genannten Zwillingbastarde hervorruft. Somit kann auch zwischen der *Laeta*-Spaltung und dem halben Keimgehalt keine ursächliche Beziehung bestehen.

Die übrigen Differenzen zwischen den Zahlen unserer beiden Tabellen beruhen teils auf den unvermeidlichen Fehlern der Probeentnahme, teils auf dem Einfluß von Unterschieden in der Kultur, wie ich unten nachweisen werde.

In bezug auf die benutzten Arten ist folgendes zu erwähnen: *O. argillicola Mackenzie* ist eine Art von West Virginia, deren Blätter eben so schmal sind wie bei *O. muricata*, deren Blumen aber die Größe derjenigen der *O. Lamarckiana* haben. Ich erhielt die Samen von Herrn H. H. Bartlett, welcher sie unweit White Sulphur Springs im Herbste 1912 gesammelt hatte<sup>3)</sup>. Die angeführte Prüfung fand mit diesen im Freien ausgebildeten Samen statt; seitdem habe ich diese prachtvolle Art durch zwei Generationen kultiviert. Leider blüht sie bei uns zu spät und ist deshalb für Kreuzungen ungeeignet. *O. franciscana Bartlett*<sup>4)</sup> sieht aus wie *O. Hookeri*<sup>5)</sup>, ist wie diese eine kalifornische Art und wurde bei Monterey von Smith gesammelt. Die Samen erhielt ich 1913 durch die Freundlichkeit des Herrn Bartlett; die

<sup>1)</sup> Die endemischen Arten von Ceylon und die mutierenden Oenotheren. Biol. Centralbl., Bd. XXXVI, 1916, S. 1—11.

<sup>2)</sup> B. M. Davis, Genetical studies, American Naturalist Vol. 44, S. 110 und Vol. 45, S. 193; siehe auch „Gruppenweise Artbildung“, 1913, S. 297.

<sup>3)</sup> H. H. Bartlett, Twelve elementary species of *Onagra*. *Cybele Columbiana* I, 1914, S. 46.

<sup>4)</sup> Derselbe, Systematic studies on *Oenothera* IV. *Rhodora* Vol. 16, 1914, S. 35.

<sup>5)</sup> Gruppenweise Artbildung Tafel VIII und Fig. 41 auf S. 101.

untersuchte Probe rührt von der Ernte meiner ersten Generation her. *O. grandiflora* Ait.<sup>1)</sup> wächst in Alabama und den benachbarten Staaten am Golfe von Mexiko; die Samen für meine Kulturen habe ich unweit Castleberry in Alabama im Herbst 1912 gesammelt<sup>2)</sup>. Sie ist eine schwache Art, und dementsprechend weist sie in unserer Tabelle die niedrigsten Keimprozent auf, mit Ausnahme der beiden Arten mit halbem Keimgehalt. Für das Studium ihrer Mutationen und ihrer Bastarde reicht unser Klima noch gerade aus. Endlich ist *O. suaveolens* Desf. die in Frankreich eingebürgerte und daselbst ziemlich weitverbreitete Form, welche sich in meinen Kulturen als durchaus von *O. grandiflora* verschieden ergeben hat<sup>3)</sup>. Sie ist äußerlich mehr der *O. biennis* ähnlich, doch hat sie größere, wohlriechende Blumen. Ich erhielt meine Samen 1912 durch die Freundlichkeit des Herrn Prof. L. Blaringhem aus dem Forste von Fontainebleau und besuchte mit ihm den Fundort im nächsten Jahre. Die Form von Coimbra in Portugal ist eine schmalblättrige Varietät, welche ich der Freundlichkeit des Herrn A. Cortezao verdanke. Die als *O. Lamarckiana* von Bingen bezeichnete Rasse erhielt ich von Herrn Bartlett, der später über sie berichten wird.

Die Prozentzahlen der Arten mit normalem Keimgehalt wechseln in unseren Tabellen zwischen etwa 80 und 97 und sind nur bei der schwachen *O. grandiflora* in einem Falle wesentlich niedriger. Die übrigen 3—20 % Samen enthalten tote oder halbwegs entwickelte oder anscheinend keine Keime. Wie ich unten nachweisen werde, hängt ihre Anzahl wesentlich von den Lebensbedingungen ab; je ungünstiger diese sind, um so zahlreicher werden diese mißlungenen Samen<sup>4)</sup>. Es gibt dabei die verschiedensten Grade dieses Mißlingens und es lohnt sich die wichtigsten kurz hervorzuheben. Bisweilen füllt der Keim den ganzen Samen aus, aber ist gestorben. Beim Zerdrücken der eingeweichten Körner tritt dann der Inhalt als ein meist weißer, bisweilen bräunlicher Zellenbrei heraus, in der noch Teile der Oberhaut und anderer Gewebe kenntlich sind. Andere Samen enthalten halbwegs entwickelte Embryonen mit deutlicher Anlage der Kotylen und des Würzelchens, wieder andere haben nur Keimkugeln, deren Entwicklung nach der Ausbildung von

---

<sup>1)</sup> Auch als *grandiflora* Solander bezeichnet.

<sup>2)</sup> Biolog. Centralbl. a. a. O, S. 6.

<sup>3)</sup> L'Oenothera grandiflora de l'herbier de Lamarck. Revue générale de botanique, XXV bis, S. 151.

<sup>4)</sup> Über Beschleunigung der Wasseraufnahme usw. Biol. Centralbl., Bd. XXXV, Nr. 4, 1915, S. 174.

etwas über tausend Zellen stehen geblieben ist<sup>1)</sup>). Diese beiden Gruppen von Keimen sowie etwaige Zwischenstadien werden beim Zerdrücken nicht gesehen und die betreffenden Samen sind somit den tauben zugerechnet worden. Man findet sie sowohl bei Arten als nach Kreuzungen, z. B. bei *O. biennis* Chicago, bei *O. grandiflora*, bei *O. grandiflora*  $\times$  *Hookeri* usw. Genau dieselben Erscheinungen finden sich auch in den Samen von *O. Lamarekiana*, wie auch Renner angibt. Hieraus läßt sich folgern, daß die tauben Samen dieser letzteren Art und ebenso diejenigen von *O. suaveolens* von zweierlei Wert sind. Einerseits Samen mit wenigzelligen Keimen, welche etwa die Hälfte der ganzen Probe ausmachen, und andererseits Samen, deren Entwicklung aus äußeren Gründen in irgend einem Stadium gehemmt worden ist, ähnlich denen, welche bei den übrigen Arten vorkommen. Um die mit den beiden letzteren Arten erhaltenen Zahlen mit den übrigen vergleichen zu können, müßte man annehmen, daß die wenigzelligen Keime genau die Hälfte ausmachen, und diese ausschalten, indem man die gefundenen Zahlen verdoppelt. Wie man im Laufe dieser Untersuchung sehen wird, verhalten sich dann *O. Lamarekiana* und *O. suaveolens* so wie die übrigen Arten.

Die Samen mit wenigzelligen Keimen dieser beiden Arten sind zu meist ebenso groß wie die vollen Körner, und von diesen vor dem Öffnen nicht zu unterscheiden. Die tauben Samen der übrigen Arten sind bisweilen nicht verschieden, oft aber flach und von grauer Farbe, oder auffallend klein, meist aber dünn und stielförmig oder seitlich mehr oder weniger unregelmäßig eingedrückt. Viele sind vor dem Öffnen deutlich als leer zu erkennen, aber nicht alle, und ein Auszählen der tauben Körner nach äußeren Merkmalen ist mir aus diesem Grunde nicht gelungen<sup>2)</sup>). Flache, graue, schmale und kleine Körner kommen auch bei *O. Lamarekiana* und *O. suaveolens* vor; sie bilden hier die Gruppe der tauben Samen nach Ausschaltung derjenigen mit wenigzelligen Keimen.

Auf diese Punkte werde ich aber am Schlusse zurückkommen; hier handelt es sich nur um die empirische Darstellung der Ergebnisse. Nur möchte ich hervorheben, daß nach der Kreuzung von weit entfernten Arten bisweilen Samenproben erhalten werden, welche äußerlich normal zu sein scheinen, aber gar keine Keime enthalten. So z. B. als ich *O.*

<sup>1)</sup> Siehe die Abbildung bei Renner a. a. O., S. 134, Fig. 15 b.

<sup>2)</sup> Vergl. unten bei *O. Lamarekiana*  $\times$  *biennis*.



*Lamarckiana* mit einer Art aus der Gruppe *Euoenothera* kreuzte<sup>1)</sup>. Auch Bastarde und Bastardmutanten haben gar häufig ein Übermaß von leeren Samen. So erntete ich z. B. auf einer kräftigen Pflanze von *O. Lamarckiana* mut. : *semigigas* in 1914 nach freier Bestäubung mehrere Kubikzentimeter großer und anscheinend wohl ausgebildeter Samen. Von diesen enthielten aber 87% gar keinen Keim.

Lassen wir, wie gesagt, die beiden Arten mit halbem Keimgehalt zunächst beiseite, so lehren unsere beiden Tabellen, daß die Unterschiede im Keimgehalt zwischen den verschiedenen Arten zumeist innerhalb der Grenzen der unvermeidlichen Beobachtungsfehler fallen, daß aber die Ernten der einzelnen Jahre für dieselbe Art nicht selten größere Abweichungen aufweisen. So waren z. B. für *O. grandiflora* 1913 und zumal 1915 ungünstig, für *O. biennis* 1913 und für *O. biennis Chicago* namentlich 1910. Auch innerhalb der einzelnen Jahre zeigen sich bisweilen größere Unterschiede, so bei *O. Cockerelli* von 79—89%. Diese Abweichungen lassen die etwaigen Unterschiede zwischen den Arten, für die nur eine oder zwei Bestimmungen vorliegen, als zufällige betrachten. Sie lehren aber, daß der Keimgehalt stets individuellen Differenzen unterliegt, und somit von der individuellen Kraft des Samenträgers und durch diese von den äußeren Lebensbedingungen abhängt. Meine Versuche mit *O. Lamarckiana* werden dieses ausführlicher bestätigen.

Für einige Arten habe ich den Unterschied im Keimgehalt am Grunde und am Gipfel der endständigen Rispe des Hauptstammes bestimmt (s. Tabelle S. 250 oben).

Die Samen wurden 1914 geerntet und mit Ausnahme der dritten, einjährigen Gruppe von *O. biennis* stets auf zweijährigen Individuen. Jede Gruppe stand auf einem anderen Beet, aber mit unbedeutenden Kulturunterschieden. Die Blüten an der Basis waren Anfang Juli, diejenigen der Spitze am Ende desselben Monats von mir befruchtet worden. Der prozentische Keimgehalt der Spitze befindet sich jedesmal unterhalb der entsprechenden Zahl für die Basis derselben Rispe.

Wie man sieht, sind die Unterschiede gering, doch zumeist im Vorteil der sich zuerst öffnenden Blüten.

---

<sup>1)</sup> Weitere Beispiele bei Gärtner, Bastarderzeugung, S. 99. Vergl. Renner, a. a. O., S. 143.

### Keimgehalt am Grunde und am Gipfel derselben Rispe.

Arten		Proz. Keime			
		A	B	C	Mittel
<i>O. biennis</i> . . .	1. Gruppe, Basis	95	94	93	<div style="display: inline-block; vertical-align: middle;"> <div style="display: inline-block; vertical-align: middle;">Basis 95</div> <div style="display: inline-block; vertical-align: middle;">Spitze 91</div> </div>
" . . .	" Spitze	91	93	94	
" . . .	2. Gruppe, Basis	98	97	93	
" . . .	" Spitze	87	94	87	
" . . .	3. Gruppe, Basis	96	96	—	
" . . .	" Spitze	86	96	—	
<i>O. Cockerelli</i> . .	1. Gruppe, Basis	89	89	—	<div style="display: inline-block; vertical-align: middle;"> <div style="display: inline-block; vertical-align: middle;">Basis 86</div> <div style="display: inline-block; vertical-align: middle;">Spitze 85</div> </div>
" . . .	" Spitze	89	84	—	
" . . .	2. Gruppe, Basis	83	81	79	
" . . .	" Spitze	85	88	81	
<i>O. syrticola</i> . .	1. Gruppe, Basis	96	94	91	<div style="display: inline-block; vertical-align: middle;"> <div style="display: inline-block; vertical-align: middle;">Basis 95</div> <div style="display: inline-block; vertical-align: middle;">Spitze 95</div> </div>
" . . .	" Spitze	94	95	95	
" . . .	2. Gruppe, Basis	97	96	94	
" . . .	" Spitze	97	95	91	

### C. Der Keimgehalt der Bastardsamen.

Um zu erfahren, ob der Keimgehalt durch Kreuzungen verringert wird, habe ich die Samen von einigen der wichtigsten Bastardierungen der oben angeführten Arten mit vollem Keimgehalt untersucht und zwar in der Regel für die beiden reziproken Verbindungen.

#### a) Kreuzungen von *O. biennis*.

	Kultur	Proz. Keime	
		Kreuzung	Rezipr. Kreuzung
<i>O. biennis</i> Chicago × <i>bien.</i> . . . .	1905—7	87 <sup>1)</sup>	89
<i>O. Cockerelli</i> × " . . . .	1908	98	—
<i>O. Hookeri</i> × " . . . .	1907	84	91
<i>O. syrticola</i> <sup>2)</sup> × " . . . .	1915	95	93

<sup>1)</sup> Mittel aus zwei Kreuzungen mit 82% und 92% Keimen in der Ernte.

<sup>2)</sup> Über die anfängliche Entwicklung der Keime nach der Kreuzung von *O. biennis* und *O. muricata* (deutsche und italienische Rasse) vergl. O. Renner, Flora a. a. O. S. 119—127, Fig. 3—10.

b) Kreuzungen von *O. grandiflora*.

	Kultur	Proz. Keime	
		Kreuzung	Rezipr. Kreuzung
<i>O. gr.</i> × <i>O. biennis</i> . . . . .	1914	85	79
„ × <i>O. biennis Chicago</i> . . . .	1913	91	90
„ × <i>O. Cockerelli</i> . . . . .	1914	82	94
„ × <i>O. Hookeri</i> . . . . .	1913	85	94
„ × <i>O. syrticola</i> . . . . .	1913	85	81

Wie man sieht, sind diese Arten nach den Kreuzungen ungefähr ebenso fruchtbar, wie nach Selbstbestäubung.

Nach gewissen Kreuzungen sind die Keimlinge fast alle oder doch zum weitaus größten Teil gelb und dadurch zu schwach um sich weiter zu entwickeln. Diese Erscheinung habe ich in meiner „Gruppenweise Artbildung“ S. 76 und 79 beschrieben. Es schien mir wichtig zu wissen, ob diese Schwächung der Keime mit einer Abnahme ihrer Anzahl verbunden ist. Dem war aber nicht so, wie die folgende Tabelle zeigt. Die Kreuzungen waren in 1908 ausgeführt worden, die Samen wurden aber erst 1914 geprüft.

## c) Kreuzungen, welche fast nur gelbe Keime liefern.

		Proz. Keime
<i>O. Cockerelli</i>	× <i>O. atrovirens</i> . . . .	95
„	× <i>O. syrticola</i> . . . .	85
<i>O. Hookeri</i>	× <i>O. atrovirens</i> . . . .	99
„	× <i>O. syrticola</i> . . . .	96
<i>O. biennis Chicago</i>	× <i>O. syrticola</i> . . . .	91

Die individuelle Kraft der Bastarde steht häufig bedeutend zurück bei derjenigen der elterlichen Arten, und es ist demnach zu erwarten, daß ihr prozentischer Keimgehalt nach Selbstbefruchtung in manchen Fällen ein kleinerer sein wird. Mit dieser schwächeren Ausbildung geht dann eine größere Abhängigkeit von äußeren Einflüssen zusammen. Ich habe zunächst die Bastarde zwischen *O. biennis* L. und *O. biennis Chicago* untersucht; sie sind einförmig und konstant, aber die beiden reziproken

Formen sind einander sehr ungleich, wie ich dieses in meiner „Gruppenweise Artbildung“ S. 64 und 69 beschrieben habe. Die Samen für die anzuführenden Prüfungen sind den dort behandelten Kulturen entnommen worden.

**d) Samen von selbstbefruchteten Bastarden zwischen  
*O. biennis* L. und *O. biennis* Chicago.**

	Befruchtung	Kultur	Proz. Keime	
<i>O. Chicago</i> × <i>biennis</i> .	1915, 1. Generation	normal	70	62
„ „ .	1915, 1. Generation	unter Glas	82	84
„ „ .	1909, 3. Generation	normal	86	—
<i>O. biennis</i> × <i>Chicago</i> .	1915, 1. Generation	normal	52	53
„ „ .	1915, 1. Generation	unter Glas	60	62
„ „ .	1908, 2. Generation	normal	67	66

Die als normal bezeichneten Kulturen fanden im Freien im Versuchsgarten statt; die anderen in dem mit Glas überdachten, seitlich offenen Teile, wo die Temperatur etwas höher ist, und wo ungünstiges Wetter weniger schadet. Die Pflanzen wachsen dort im allgemeinen auffallend kräftiger und schneller als draußen. Dementsprechend ist der prozentische Keimgehalt im Sommer 1915 in genau vergleichbaren Kulturen unter Glas ein merklich höherer gewesen als ohne Bedeckung. Die Zahlen der auf der zweiten bzw. dritten Generation geernteten Samen, in günstigen Jahren geerntet, zeigen, daß der prozentische Keimgehalt im Laufe der Generationen nicht etwa abnimmt; er unterliegt einfach den üblichen Schwankungen. Andererseits sind diese Zahlen sämtlich niedriger als die oben für die unmittelbaren Produkte der Kreuzung angegebenen (91% bzw. 90%) und dieses muß offenbar als Folge der schwächeren Konstitution der Bastarde betrachtet werden.

Kräftige Bastarde liefert *O. biennis* mit *O. Cockerelli* und *O. Hookeri*. Die letzteren sind, falls der Pollen von *O. biennis* benutzt wurde, nicht konstant, sondern spalten sich in zwei Typen. Von diesen wiederholt der eine, „*Rubiennis*“, die Spaltung, während der andere Typus „*Hookeri*“, nach Selbstbefruchtung konstant bleibt (a. a. O. S. 104). Aus diesem Grunde habe ich die drei folgenden Prüfungen vorgenommen.

Tabelle e).

	Kultur	Proz. Keime	
<i>O. Cockerelli</i> × <i>biennis</i> , einförmig . . .	1910, 2. Generation	94	88
<i>O. (Hookeri</i> × <i>biennis)</i> <i>Rubiennis</i> . . .	1910, 3. Generation	98	—
<i>O.</i> „ „ <i>Hookeri</i> . . .	1910, 3. Generation	81	—

Wie man sieht, ist der Keimgehalt dieser Bastarde nicht wesentlich von demjenigen der ursprünglichen gekreuzten Samen in der Tabelle a verschieden.

Wählt man aber schwache, oder in ihrer Fertilität auffallend herabgesetzte Bastarde, so erhält man ganz andere Ergebnisse. Ich führe als Beispiel die Bastarde von *O. syrticola* (*O. muricata*) und *O. biennis* an. War letztere Art der Vater, so sind sie dieser ähnlich, aber ihre Samenbildung ist eine ungenügende, indem sie pro Frucht nur die Hälfte der Samen der elterlichen Arten ausbilden, oder noch weniger (a. a. O., S. 43). Ist *O. biennis* die Mutter so ist die Verholzung der Gewebe eine mangelhafte, die Stengel sind weich und die ganze Pflanze nimmt die als *Gracilis*-Typus beschriebene Gestalt an (a. a. O. S. 45 Fig. 13 und S. 71).

Der Keimgehalt der Samenproben aus den a. a. O. angeführten Kulturen war der folgende.

f) Bastarde von *O. biennis* und *O. syrticola*.

	Kultur	Proz. Keime
<i>O. syrticola</i> × <i>biennis</i> . . . . .	1913, 3. Generation	46
<i>O. biennis</i> × <i>syrticola</i> . . . . .	1907, 2. Generation	47
„ „ . . . . .	1913, 5. Generation	53

Die tauben Samen dieser Proben waren zum größten Teile bereits äußerlich als solche kenntlich, da sie kleiner und schmaler und oft seitlich eingeschrumpft waren. Beim Zerdrücken ergaben sie sich als leer, aber auch unter den anscheinend vollen Körnern gab es solche, welche keinen guten Keim enthielten.

Wie bereits oben erwähnt wurde, hat Davis gefunden, daß *O. grandiflora* Ait. bei den Kreuzungen mit gewissen anderen Arten in ähnlicher Weise gespalten wird wie *O. Lamareckiana*. Oben haben wir

aber gesehen, daß der Keimgehalt ihrer Samen ein annähernd voller ist und kein halber, wie bei letzterer Art. Dadurch bietet *O. grandiflora* ein Mittel diese Spaltungen unabhängig von den von Renner beschriebenen zwei- bis wenigzelligen Keimen zu studieren. Die betreffenden Kulturen werde ich erst später, an anderer Stelle beschreiben, hier möchte ich aber die Ergebnisse meiner Bestimmungen des Keimgehaltes in den Samen der selbstbefruchteten Bastarde mitteilen. Die Kreuzungen sind 1913 und 1914 mit meiner aus Castleberry in Alabama stammenden Rasse von *O. grandiflora* gemacht und die Bastarde, mit einer einzigen Ausnahme, in 1915 befruchtet worden. Gleichfalls fanden die Selbstbefruchtungen mit einer Ausnahme in der ersten Generation statt. Die fragliche Ausnahme bezieht sich auf *O. biennis* Chicago  $\times$  *O. grandiflora*, von der in 1914 die erste und in 1915 die zweite Generation die Samen lieferten. Die Kreuzung *O. grandiflora*  $\times$  *biennis* L. gibt keine Spaltung, sondern einförmige Bastarde, genau so wie dieses für *O. Lamarekiana*  $\times$  *O. biennis* bekannt ist.

g) Bastarde von *O. grandiflora*.

	Prozentischer Keimgehalt			
	Laeta		Velutina	
<i>O. gr.</i> $\times$ <i>O. biennis</i> Chicago . . . . .	93	92	54	—
„ $\times$ <i>O. Cockerelli</i> . . . . .	77	50	71	50
„ $\times$ <i>O. Hookeri</i> . . . . .	99	98	84	83
<i>O. Cockerelli</i> $\times$ <i>O. grandiflora</i> . . . . .	—	—	46	43
	Densa		Laxa	
<i>O. biennis</i> Chicago $\times$ <i>O. gr.</i> , 1. Generation	91	—	45	38
„ „ „ 2. Generation	88	43	45	44
	Einförmige Bastarde			
<i>O. gr.</i> $\times$ <i>O. biennis</i> L. . . . .	60	59	—	—

Der Keimgehalt von *O. grandiflora* wechselte von 59—88 und war im Mittel 75,5; derjenige der gekreuzten Samen lag in der Tabelle b zwischen 82—94%. Wie man sieht, schließen sich *Laeta* und *Densa* nach Selbstbefruchtung diesen Zahlen durchaus an, wenigstens auf den meisten Individuen. Der Prozentgehalt ist aber für *Velutina* und *Laxa* zumeist merklich niedriger und dieses hängt wohl damit zusammen, daß sie und namentlich die *Velutina* viel schwächere Formen sind als *Laeta* und *Densa*, wie ja auch für andere Kreuzungen bekannt ist. Gleich-

falls sind die einförmigen Bastarde von *O. grandiflora* und *O. biennis* verhältnismäßig schwach.

Faßt man die Ergebnisse aller angeführten Prüfungen von Bastardsamen zusammen, so sehen wir, daß die Arten mit vollem Keimgehalt (etwa 80—95%) bei Kreuzungen untereinander in diesem Merkmale in der Regel nicht geschwächt werden, daß aber die Bastarde, nach Selbstbefruchtung, je nach ihrer individuellen Kraft und sonstigen Eigenschaften bisweilen ebenso reich an gutem Samen sind, bisweilen aber in diesem Punkte sehr wesentlich (bis auf etwa die Hälfte und weniger) bei ihren Eltern zurückbleiben können.

#### D. Die Samen von *Oenothera Lamarckiana*.

Die künstlich und rein mit dem eigenen Pollen befruchteten Samen von *Oenothera Lamarckiana* unterscheiden sich, wie oben (Tabelle b S. 245) hervorgehoben wurde, von den meisten anderen Arten dadurch, daß fast ausnahmslos weniger als die Hälfte der Körner gute Keime enthalten. Nach den Untersuchungen Renners lassen sich die tauben Körner als zu zwei Gruppen gehörig auffassen. Einerseits solche, deren Keime nur eine oder zwei Zellteilungen durchlaufen und dann aus irgend einem erblichen Grunde absterben. Zu der anderen Gruppe gehören die Samen, deren Keime sich weiter ausbilden bevor sie absterben. Diese letztere Gruppe stimmt nach meinen Beobachtungen im wesentlichen mit den entsprechenden Erscheinungen bei den Arten mit vollem Keimgehalt überein, sowohl in den mikroskopischen Bildern als in ihrer Abhängigkeit von äußeren Einflüssen.

Die genaue Bestimmung der numerischen Verhältnisse der guten, halbleeren und leeren Samen auf mikroskopischem Wege dürfte eine sehr schwierige und umständliche Aufgabe sein, namentlich wenn man dabei den Einfluß der äußeren Faktoren berücksichtigen wollte. Ich habe mich aus diesem Grunde zunächst auf das Studium der reifen Samen beschränkt. Die dabei erhaltenen Zahlen fügen sich, wie man sehen wird, alle einem einfachen Schema, wenn man annimmt, daß die aus erblichen Gründen sterbenden Samen etwa die Hälfte der ganzen Probe bilden und in ihrer Anzahl nur wenig von äußeren Umständen beeinflusst werden. Die halbleeren Samen verhalten sich dann wie bei den Arten, welche deren nur 20% oder zumeist viel weniger enthalten. Sie müssen, wie dort, so auch bei *O. Lamarckiana* von der Lebenslage abhängen. Tat-

sächlich wächst, wie meine Versuche lehren, der Keimgehalt bei dieser Art bei zunehmender Gunst der Lebenslage überall bis etwa 50%, ohne diesen Wert je wesentlich zu übersteigen.

Wie bereits bemerkt wurde, kann man dieses auch so ausdrücken, daß man sagt, daß die Prozentzahlen von *O. Lamarckiana* zu verdoppeln sind, um sie mit denen der übrigen Arten zu vergleichen. Sie verhalten sich dann genau so wie jene.

Vielzellige Keimkugeln und halb entwickelte Embryonen mit deutlicher Anlage der Kotylen, gestorbene oder beim Einweichen sterbende und sich in einen Zellenbrei auflösende Keime findet man bei *O. Lamarckiana* ebenso wie bei den anderen Arten. Äußerlich sind die tauben Körner nicht von den guten unterschieden, wenn der Gehalt an letzteren ein hoher ist; wird dieser aber niedriger, so treten kleine oder schmale oder seitlich eingeschrumpfte Körner in entsprechender Anzahl auf. Diese Erscheinungen bedürfen noch einer eingehenden Prüfung; soweit sie aber jetzt bekannt sind, weichen sie bei *O. Lamarckiana* nicht wesentlich von dem Verhalten der oben behandelten Arten ab.

Untersucht man die Samen am Grunde und an der Spitze der terminalen oder Hauptrispe desselben Individuums, so findet man bisweilen dieselben Zahlen, häufig aber ist der Gehalt der ersteren merklich größer. Ich gebe die Bestimmungen für sechs kräftige zweijährige Individuen, welche 1914 befruchtet worden waren. Die erste Befruchtung fand in den ersten Tagen des Juli, die zweite am Ende desselben Monats statt.

**a) Keimprozente auf Basis und Spitze derselben Traube.**

	Basis	Spitze
<i>O. Lamarckiana</i> , I. Gruppe . . . . . {	47	39
	43	31
	42	32
<i>O. Lamarckiana</i> , 2. Gruppe . . . . . {	51	35
	45	36
	35	30

Die Pflanzen der ersten Gruppe waren früh verpflanzt, reichlich gedüngt und unter sich sehr gleich. Sie erreichten eine Höhe von mehr als



2 m. Diejenigen der zweiten Gruppe waren spät verpflanzt und von stark wechselnder individueller Kraft. Durch nahezu anhaltendes Bespritzen während der ersten Zeit nach dem Verpflanzen erholten sie sich größtenteils, erreichten aber nicht über 1,5 m Höhe. Unabhängig von diesen Umständen sieht man aber, daß der Keimgehalt auf der Spitze ein auffallend niedrigerer war als an der Basis derselben Traube. Dazu ist zu bemerken, daß das Wetter bei uns in 1914 bis zum 23. Juli sehr sonnig und warm, nach diesem Tage aber regnerisch und kühl war.

In demselben Sommer habe ich an zweijährigen Individuen aus derselben Gruppe den Einfluß der Lebenslage näher untersucht. Dazu wurden drei Pflanzen gewählt, welche später alle eine Höhe von etwa 2 m erreicht haben. Im Jahre 1913 waren sie auf demselben Beet ausgesät und nicht verpflanzt worden. Im Frühling 1914 wurde eine auf ein stark gedüngtes Beet des mit Glas bedeckten Teiles meines Gartens versetzt, wo sie sich infolge der stets etwas höheren Temperatur und besseren Ernährung viel rascher und üppiger entwickelte. Diese Versuche sind bereits an anderer Stelle beschrieben worden<sup>1)</sup>. Die beiden im Freien wachsenden Pflanzen hatten, im Mittel aus der ganzen Traube, einen Keimgehalt von 34,5 und 37,5%; auf der unter Glas stehenden Pflanze wuchs diese Zahl aber bis 46%.

Um Pflanzen von *Oenothera Lamarckiana* zu überwintern, ist es in unserm Klima besser sie in Töpfen auszusäen als im Freien. Im ersten Fall verzweigen die Wurzeln sich nach dem Verpflanzen im zweiten Frühling reichlicher als im letzteren und dementsprechend werden die Stengel kräftiger. Ich benutze vorzugsweise lange Töpfe, von 20 cm Tiefe und 10 cm Weite; sie sind viel zweckmäßiger als die gewöhnliche Form. Verpflanzt man die Rosetten nicht, so reichen ihre Wurzeln zu tief und der Dünger ist ihnen nur in unvollständiger Weise zugänglich. Das Versetzen soll im März stattfinden: je später man es ausführt, desto schwächer werden die Stengel, doch kann man dieses Übel durch sehr starkes und anhaltendes Begießen wiederum unschädlich machen.

Alle diese und manche kleinere Differenzen der Kultur sprechen sich im Keimgehalt der Samen mehr oder weniger deutlich aus; stets aber bleibt dieser dabei kleiner als etwa 50%. Ich führe hier nur eine Reihe von Beispielen an.

<sup>1)</sup> Biolog. Centralblatt Bd. XXXV, Nr. 4, S. 170—171, 1915.

# Keimgehalt der Samen von *O. Lamarckiana*.

## 1. Zweijährige Individuen.

Überwintert	Verpflanzt	Proz. Keime			
		A	B	C	Mittel
In Töpfen . . . .	20. März 1914	47	47	35	43
Auf dem Beete . . .	21. März 1914	39	40	—	39
" " " . . . .	Nicht 1914	42	38	36	37
" " " . . . .	15. Mai 1914	35	35	31	33
" " " . . . .	28. März 1913	—	—	—	26
" " " . . . .	5. Mai 1913	—	—	—	19

Mit Ausnahme der ersten Zeile waren die Samen auf den Beeten ausgesät und wurden die Rosetten vor dem angegebenen Tage nicht verpflanzt. Stets wurden im Frühling aus einer größeren Zahl von Individuen die kräftigsten für die Versuche ausgewählt. Die Behandlung der Pflanzen in 1912—13 hatte auf die großen Vorteile einer sehr sorgfältigen Kultur noch keine Rücksicht genommen, und dieses spricht sich in den Zahlen deutlich aus. Es war gerade auf Grund dieser und anderer gleichzeitig gewonnenen niedrigen Zahlen, daß ich im Frühling 1914 das Verpflanzen möglichst sorgfältig vorgenommen habe. Übrigens sind die Zahlen der beiden letzten Zeilen sehr zuverlässig, denn sie sind Mittelzahlen aus 15 und 20 Einzelbestimmungen, welche mit den auf verschiedenen Höhen der endständigen Rispen von drei bzw. zwei Individuen vorgenommen worden waren. Die einzelnen Werte wechselten dabei von 9—33% und von 11—37%.

Den günstigen Einfluß starken Begießens trotz späten Verpflanzens habe ich bei einjährigen Pflanzen namentlich in 1914 in der folgenden Reihe studiert (s. Tabelle S. 259).

Trotzdem spätes Verpflanzen bei sonst gewöhnlicher Behandlung die Pflanzen sehr stark zu schwächen pflegt, ist der Keimgehalt ihrer Samen ein verhältnismäßig hoher, wenn man sie stark begießt. Die Pflanzen des vorletzten Versuches wurden im Juni, als sie bereits angefangen hatten Stengel zu bilden, in große Töpfe versetzt und zunächst an einem warmen schattigen Ort gehalten und so stark begossen, daß die Erde der Töpfe stets völlig durchnäßt war. Sie lieferten bessere Samen als gewöhnliche gute Kulturen. Die Vorversuche in 1913 hatten, wie die letzte Zeile lehrt, viel niedrigere Zahlen gegeben; überhaupt war

**Keimgehalt der Samen von *O. Lamarckiana*.****2. Einjährige Kulturen.**

Gepflanzt	Begossen	Proz. Keime			
		A	B	C	Mittel
1. Gruppe, früh					
15. April, ohne Dünger . .	gewöhnlich	35	29	—	32
15. April, mit Dünger . .	„	35	42	29	35
21. April, unter Glas . .	„	34	40	36	37
2. Gruppe, spät					
15. Mai, auf dem Beete . .	sehr stark	46	29	—	37
23. Juni, in Töpfen . .	„ „	52	37	—	44
5. Mai 1913 . . . .	gewöhnlich	17	18	—	17

in jenem Jahre der Keimgehalt im Mittel für etwa 30 Individuen nur 25%.

Die in diesem Abschnitt mitgeteilten Zahlen lehren, daß die Samen von *Oenothera Lamarckiana* einen sehr wechselnden Gehalt an guten entwicklungsfähigen Körnern haben. Der Prozentsatz liegt zwischen etwa 10% und etwa 50% und ist um so höher, je besser die Kultur und je größer die dadurch erzielte individuelle Kraft der Pflanzen ist. Auf Grund dieses Parallelismus kann umgekehrt der prozentische Keimgehalt als ein Maß für die individuelle Kraft benutzt werden.

Die Prozentzahlen werden nie wesentlich höher als 50. Nur ganz einzelne Male gehen sie von 51—55%, was dann aber auf die unvermeidlichen Fehler der Probenahme zurückzuführen ist. Bei möglichst günstiger und sorgfältiger Behandlung nähern sie sich bei *O. Lamarckiana* an 50% wie an einen Grenzwert, während sie sich bei fast allen anderen Arten unter denselben Bedingungen an 100% nähern. Dieses lehrt, daß etwa die Hälfte der Samen von *O. Lamarckiana* aus einer ganz anderen Ursache taub sind, und diese Ursache ist, auf Grund von Renners Untersuchungen, als eine innere und erbliche zu betrachten.

**E. Die Samen der Mutanten von *O. Lamarckiana*.**

In bezug auf den Keimgehalt ihrer Samen bilden die Mutanten von *Oenothera Lamarckiana* zwei Gruppen. In der einen sind die Zahlen niedriger als 50% und wechseln innerhalb derselben Grenzen wie

bei der Mutterart und unter demselben Einflusse der äußeren Bedingungen. In der anderen liegen sie oberhalb 50% und erreichen vielfach 90% und mehr. Hier variieren sie nahezu in derselben Weise wie bei den anderen, im Anfang besprochenen Arten. Man muß deshalb annehmen, daß die betreffende Eigenschaft von *O. Lamarckiana* auf die eine Gruppe der Mutanten unverändert übergeht, bei der Entstehung der anderen aber verschwindet. Wir haben hier somit einen deutlich ausgesprochenen Fall einer latenten Mutation, welche die sichtbaren Mutationen begleitet, ähnlich wie ich solche, für andere Eigenschaften, bereits in meiner „Gruppenweise Artbildung“ beschrieben habe.

Ich werde deshalb die beiden Gruppen getrennt behandeln.

a) **Isogame Mutanten von *O. Lamarckiana* mit niedrigem Keimgehalt.**

	Kultur	Proz. Keime		
<i>O. laevifolia</i> . . . . .	1913	19	—	—
<i>O. oblonga</i> . . . . .	1913	15	—	—
<i>O. brevistylis</i> × <i>Lam.</i> . . . .	1914	25	—	—
<i>O. semigigas</i> . . . . .	1914	13	—	—
<i>O. nanella</i> . . . . .	1907—8	50	49	50
„ . . . . .	1911	35	49	—

Die untersuchten Samen waren, wie immer, durch künstliche Selbstbefruchtung gewonnen mit Ausnahme derjenigen von *O. Lam. semigigas*. Hier war, wegen der so sehr geringen Aussicht auf Fruchtbildung nach Selbstbefruchtung, die Bestäubung den Insekten überlassen, und diese konnten namentlich den Blütenstaub von *O. Lamarckiana* und *O. gigas* mitbringen. Für *O. brevistylis* war nicht ein typisches Exemplar gewählt, weil solche ja nahezu steril sind, sondern ein Bastard zweiter Generation. Die Zahlen für *O. nanella* lassen es fraglich sein, ob die Zwerge dieser Gruppe angehören, doch habe ich dieses bis jetzt nicht näher untersucht.

Für die heterogamen Mutanten sind die Zahlen, soweit sie bis jetzt bestimmt wurden, gleichfalls niedrige, was aber, weil ihr Blütenstaub, falls vorhanden, die erblichen Eigenschafte des Pollens von *O. Lamarckiana* besitzt, wohl auf der Hand liegt. Allerdings ist es nicht als eine Folge dieses Umstandes zu betrachten, da, wie wir später sehen werden, die Samen von *O. Lamarckiana* nach Kreuzung mit Arten mit vollem Keimgehalt selbst die hohen Prozentzahlen solcher Arten auf-

weisen. Doch schien mir der Fall wichtig genug, um auch die neuen dimorphen Mutanten in die Untersuchung aufzunehmen. Für diese verweise ich auf die an anderer Stelle gegebenen Beschreibungen und Abbildungen<sup>1)</sup>. Ich habe die Kulturen in 1911—1913 in der gewöhnlichen Weise gemacht, dann aber für *O. cana* 1913 die kräftigste meiner damaligen Kulturen, welche auch zu den Kreuzungen dieses Typus diente, ausgewählt und 1914 durch starke Düngung und im Falle von *O. liquida* auch durch Kultur unter Glas die Pflanzen so stark wie möglich gemacht. Die untersuchten Individuen gehörten alle dem in ihrem Namen ausgedrückten spaltenden Typus an; Samen der der *Lamarckiana* ähnlichen Exemplare habe ich nicht geprüft, da es ja auf der Hand liegt, daß sie sich auch in diesem Merkmal der Mutterart gleich verhalten werden.

#### b) Heterogame Mutanten von *O. Lamarckiana*.

	Ältere Kulturen			Neue Kulturen		
	Jahr	Proz. Keime		Jahr	Proz. Keime	
		A	B		A	B
<i>O. scintillans</i> . . .	1913	31	38	1915	41	41
<i>O. lata</i> × <i>Lamarck.</i> .	1911	18	—	1915	37	37
<i>O. cana</i> . . . . .	1912	10	39	1913	24	—
<i>O. pallescens</i> . . .	1911	30	29	1914	36	37
<i>O. liquida</i> . . . . .	1913	14	10	1914	20	23

In mehreren dieser Beispiele drückt sich der Einfluß der verbesserten Kultur deutlich im Keimgehalt aus. *O. scintillans* und *O. lata* waren zweijährig, die drei anderen einjährig. Die Zahlen für *O. scintillans* in 1915 sind Mittelzahlen aus je zwei Bestimmungen, für verschiedene Abschnitte der Hauptrispe durchgeführt.

Für *O. lata* habe ich nebenbei auf drei Pflanzen je zwei Bestimmungen gemacht und zwar eine Anfang Juli, die andere Anfang August. Obgleich die Exemplare Ende Mai als sehr üppige ausgezeichnet worden waren, unterschieden sie sich bei der Blüte nicht merklich von den übrigen Individuen derselben Beete und gaben sie nur niedrige Zahlen und geringe Differenzen zwischen Basis und Spitze. Jede einzelne Pflanze wurde mit dem Staub einer einzigen zweijährigen *Lamarckiana* befruchtet. Der Keimgehalt war im Juli 22—26 und 23<sup>0</sup>/<sub>0</sub>, im August aber 20—20 und 21<sup>0</sup>/<sub>0</sub>,

<sup>1)</sup> New dimorphic mutants of the *Oenotheras*. Botanic. Gazette 1916.

Jetzt komme ich zu den Mutanten mit hohem Keimgehalt. Von diesen gehören *O. gigas* und *O. rubrinervis* meinen beiden alten Rassen an, während *O. rubricalyx* die schöne von Gates gewonnene Form ist<sup>1)</sup>. Als *O. erythrina* führe ich hier eine später zu beschreibende Form an, welche 1907 in meinem Garten von *O. Lamareckiana* entstanden ist, deren Kreuzungen ich aber noch nicht abgeschlossen habe. Ich kultivierte von ihr die zweite Generation in 1913 und die dritte in 1914 und 1915. Sie ist durchaus konstant, hat die Merkmale von *O. rubrinervis* mit Ausnahme der Sprödigkeit und gleicht im Äußeren den als *O. subrobusta* in meiner „Gruppenweise Artbildung“ beschriebenen Bastarden dieser Form.

Aus *O. rubrinervis* ist unter teilweisem Verlust der roten Farbe die gleichfalls spröde *O. deserens* und aus *O. erythrina* unter demselben Verluste die nicht spröde *O. decipiens* entstanden. Beide sollen aber erst an anderer Stelle beschrieben werden. Ebenso ist *O. frustranea* eine neue, noch zu beschreibende, der *Lamareckiana* sehr ähnliche Form.

### c) Mutanten von *O. Lamareckiana* mit hohem Keimgehalt.

	Kultur	Proz. Keime		
		A	B	C
<i>O. gigas</i> . . . . .	1913	85	88	87
<i>O. frustranea</i> . . . . .	1913—14	78	74	70
„ . . . . .	1915	72	63	—
<i>O. rubricalyx</i> . . . . .	1914	47	—	—
„ . . . . .	1915	72	62	—
<i>O. rubricalyx</i> × <i>rubrinervis</i> . . . .	1914	67	64	—
<i>O. rubrinervis</i> . . . . .	1907—10	58	55	53
„ . . . . .	1913	68	60	—
„ . . . . .	1915	65	62	61
<i>O. erythrina</i> . . . . .	1907	59	43	—
„ . . . . .	1913	64	59	—
„ unter Glas . . . . .	1915	67	60	60
„ im Freien . . . . .	1915	55	55	53
<i>O. erythrina</i> aus <i>lata</i> . . . . .	1913	72	71	—
<i>O. deserens</i> . . . . .	1913—14	96	97	—
„ . . . . .	1915	98	96	58
„ . . . . .	1915	99	94	83
<i>O. decipiens</i> . . . . .	1915	66	59	—

<sup>1)</sup> R. R. Gates, The Mutationfactor in Evolution

Mit zwei Ausnahmen liegen diese Zahlen oberhalb 50%. Beide Ausnahmen beziehen sich auf meine ersten und deshalb weniger günstigen Kulturen der betreffenden Formen. Die beiden Mutanten von *O. erythrina* wurden im Jahre 1907 erst Mitte Juni als neuer Typus erkannt und deshalb ausgepflanzt; dieses späte Verpflanzen ist offenbar die Ursache ihrer niedrigen Keimzahlen. Von *O. rubricalyx* habe ich auch durch Kreuzung mit *O. rubrinervis* erhaltene Samen geprüft, die beiden Zahlen beziehen sich auf die beiden reziproken Kreuzungen. Von *O. erythrina* wurde neben den erwähnten auch eine aus *O. lata* hervorgegangene Mutation untersucht, während für eine der aus *Lamareckiana* hervorgegangenen Rassen im Jahre 1915 der Einfluß der Kultur unter Glas, also bei etwas höherer Temperatur, mit den im Freien im Garten erwachsenen Pflanzen verglichen wurde.

Nimmt man Mittelzahlen für die einzelnen Sorten, so fällt es auf, daß diese für *O. rubrinervis*, *O. erythrina* und *O. rubricalyx* etwa 60% betragen, aber für *O. frustranea*, *O. gigas* und namentlich für *O. deserens* merklich höher liegen. Ob dieses auf Rassenunterschiede oder nur auf verschiedene Ansprüche an die Kultur zurückzuführen ist, muß einstweilen unentschieden bleiben. Die mitgeteilten Zahlen zeigen aber, daß sich die Unterschiede in den einzelnen Jahren und Kulturen in der Hauptsache in derselben Weise wiederholen.

Für *O. rubrinervis* und *O. erythrina* habe ich in 1914 auf einigen Trauben die ersten und eine Gruppe der späteren Blüten befruchtet; die letzteren Ende Juli.

**d) Keimgehalt der Samen der im Anfang und im Ende  
des Monats Juli blühenden Blüten.**

		Proz. Keime				
<i>O. erythrina</i> . . .	Basis der Rispen	70	69	66	64	—
" . . .	Spitze derselben Rispen	62	60	58	66	—
<i>O. rubrinervis</i> . . .	Basis der Rispen	73	64	62	68	69
" . . .	Spitze derselben Rispen	65	60	57	61	63

Man findet hier dieselben Unterschiede, welche auch sonst so häufig vorkommen.

Es schließen sich somit die Mutanten mit niedrigem Keimgehalt in ihrer Abhängigkeit von der Lebenslage der *O. Lamareckiana*, und die-

jenigen mit hohem Keimgehalt den meisten übrigen Arten an. Wir folgern somit, daß die betreffende Eigenschaft der Mutterart im letzteren Falle durch eine latente Mutation verloren gegangen ist. Es ist wichtig hervorzuheben, daß damit weder bei *O. gigas* noch bei *O. rubrinervis* und *O. erythrina* das Vermögen zu mutieren verschwunden ist. Und auch *O. frustranea* mutiert bisweilen, denn, trotzdem ich von ihr bis jetzt noch keine umfangreichen Kulturen gemacht habe, hat sie doch einmal, und zwar 1915, eine *Nanella* hervorgebracht.

## F. Die Bastardsamen von *O. Lamarckiana*.

Aus den beiden vorigen Abschnitten geht hervor, daß *O. Lamarckiana* und manche ihrer Mutanten die erbliche Eigenschaft besitzen, etwa die Hälfte ihrer Samen taub werden zu lassen, und daß sie in diesem Punkte nicht merklich von äußeren Einflüssen abhängig sind. Eine günstige Lebenslage bringt den Keimgehalt nicht über 50% hinauf; ungünstige Bedingungen setzen ihn in derselben Weise herab wie bei den Arten mit annähernd voller Keimkraft. Wir können diese Erscheinung als semiletale Eigenschaft bezeichnen (vergl. S. 245).

Es fragt sich nun, wie sich diese semiletale Eigenschaft bei Kreuzungen verhält. Ich behandle zunächst die erste Generation, d. h. die Samen, welche unmittelbar aus einer mit fremdem Blütenstaub befruchteten Frucht hervorgehen, und teile die zu kreuzenden Arten in isogame und heterogame ein. Von den ersteren geben *O. Cockerelli*, *O. Hookeri* und die oben angeführte unweit North Town Junction bei Minneapolis gesammelte Art (Tabelle a, S. 244) Veranlassung zu der Spaltung in *Laeta* und *Velutina*, und zwar beiderseits, d. h. sowohl wenn sie als Vater als wenn sie als Mutter benutzt werden. Dagegen geben die beiden reziproken Kreuzungen mit *O. grandiflora* diese Zwillinge nicht, sondern andere Spaltungen, welche ich später zu beschreiben beabsichtige.

Die Kreuzungen wurden mit meiner reinen Rasse von *O. Lamarckiana* gemacht und nur in zwei Fällen mit einer Mutante, *O. nanella*, wiederholt, und zwar in beiden Kreuzungen mit dem Blütenstaub der Zwerge (s. Tabelle S. 265).

Der Keimgehalt liegt somit zwischen etwa 80 und etwa 95%, d. h. ist derselbe, wie ihn die hier mit *Lamarckiana* und *nanella* gekreuzten Arten nach Selbstbefruchtung aufweisen (Tabellen a) und b),



a) Keimgehalt der Samen von Kreuzungen zwischen  
*O. Lamarckiana* und isogamen Arten.

	Jahr der Kreuzung		Proz. Keime			
	Kreuzung	Rezipr. Kr.	Kreuzung		Rezipr. Kr.	
			A	B	A	B
I.						
<i>O. Lamarckiana</i> ×						
<i>O. Cockerelli</i> . . . . .	1913	1907	96	—	95	—
<i>O. Hookeri</i> . . . . .	1910	1907	95	—	96	—
<i>O. Hookeri</i> . . . . .	1909—10	—	95	87	—	—
<i>O. von North Town Junction</i> . . .	1914	1914	94	94	88	95
<i>O. grandiflora</i> . . . . .	1914	1913	86	—	94	—
II.						
<i>O. Hookeri</i> × <i>nanella</i> . . . . .	1909	—	93	—	—	—
<i>O. grandiflora</i> × <i>nanella</i> . . . . .	1913	—	83	—	—	—

S. 244—245). Die semiletale Eigenschaft ist also rezessiv gegenüber dem normalen Keimgehalt.

Diese Tatsache ist deshalb wichtig, weil sie lehrt, daß die *Laeta*-Spaltung durch das Vorhandensein tauber Körner nicht beeinflusst wird. Auch ist der Keimgehalt in den meisten Versuchen dieser Gruppe ein sehr hoher, da er 93—96 % beträgt, und es können die 7—4 % tauben Körner ruhig vernachlässigt werden. Die Anwesenheit tauber Samen kann also keinen Einwand gegen die Gültigkeit der bei dieser Spaltung gefundenen numerischen Verhältnisse bilden, und da diese sich im verfloßenen Jahre, bei Anwendung der Methode des Einpumpens, nicht merklich geändert haben, dürfen auch die älteren Bestimmungen als durchaus zuverlässig betrachtet werden.

Von den Kreuzungen mit heterogamen Arten bedingen einige die *Laeta*-Spaltung, andere die Spaltung in *Densa* und *Laxa*, während noch andere zu keiner Spaltung führen. *O. Lamarckiana* × *O. atrovirens* (*cruciata*) gibt den einförmigen Typus *Gracilis*, *O. Lam.* × *syrticola* (*muricata*) dieselbe Form und *O. Lam.* × *biennis* den bekannten konstanten intermediären Bastard<sup>1)</sup>.

<sup>1)</sup> Siehe „Gruppenweise Artbildung“: S. 144—156, Fig. 61—69 für *Densa* und *Laxa*; S. 156—159, Fig. 70—72 für *O. Lamarckiana* × *biennis* und S. 163—168, Fig. 73 bis 75 für *O. hybr. gracilis*.

b) Keimgehalt der Samen von Kreuzungen zwischen  
*O. Lamarckiana* und heterogamen Arten.

Kreuzung	Jahr	Proz. Keime		
		A	B	C
I. <i>Laeta</i> -Spaltung.				
<i>O. biennis</i> × <i>Lam.</i> . . . .	1914	94	90	—
<i>O. biennis</i> × <i>Lam.</i> . . . .	1910	82	—	—
<i>O. syrticola</i> × <i>Lam.</i> . . . .	1913	96	—	—
<i>O. Lam.</i> × <i>bien. Chicago</i> . .	1907	89	—	—
II. <i>Densa</i> -Spaltung.				
<i>O. atrovirens</i> × <i>Lam.</i> . . .	1905	58 <sup>1)</sup>	—	—
<i>O. bien. Chicago</i> × <i>Lam.</i> . .	1907	89	—	—
III. Einförmige Bastarde.				
<i>O. Lam.</i> × <i>atrovirens</i> . . .	1913	93	—	—
<i>O. Lam.</i> × <i>syrticola</i> . . . .	1914	99	—	—
<i>O. Lam.</i> × <i>biennis</i> . . . .	1908	92	92	—
<i>O. Lam.</i> × <i>biennis</i> . . . .	1914	89	76	72
<i>O. Lam.</i> × <i>biennis</i> . . . .	1914	74	69	—
<i>O. Lam.</i> × <i>bien. sulfurea</i> . .	1907	87	—	—

Auch in diesen Fällen verhält sich die semiletale Eigenschaft als rezessiv gegenüber dem normalen Verhalten, und auch hier werden somit die Spaltungsprozente nicht von ihr beeinflusst. Ebenso wenig die Einförmigkeit der ersten Bastardgeneration in der dritten Gruppe.

In bezug auf *O. Lamarckiana* × *biennis* kommt Renner zu einer anderen Schlußfolgerung<sup>2)</sup>. Er erhielt etwa zur Hälfte taube und zur anderen Hälfte gesunde Körner und schließt daraus, daß die Verhältnisse hier dieselben sind als bei *O. Lamarckiana* nach Selbstbefruchtung, und daß wir es also hier „mit einer genotypisch bedingten Erscheinung zu tun haben“. Seine Beobachtungen lassen aber auch die Erklärung zu, daß die tauben Körner seiner Probe solche waren, welche durch ungünstige Lebensbedingungen verursacht werden, namentlich weil er angibt, daß die gesunden Samen bedeutend größer waren als die tauben; die tauben waren verschrumpft und flach und brauchten nicht geöffnet

<sup>1)</sup> Diese Bestimmung ist leider ungenau, da mir nur eine kleine Probe von etwa 60 Samen übrig geblieben war.

<sup>2)</sup> O. Renner, a. a. O., S. 128.

zu werden, um als solche erkannt zu werden. Damit stimmen meine Erfahrungen überein. Die mikroskopische Untersuchung Renners fand an Material statt, welches zwei und drei Wochen nach der Bestäubung fixiert worden war; die Samen enthielten teilweise gesunde normale, teilweise ganz kleine kranke Embryonen (a. a. O. Fig. 13). Im letzten Fall „entwickeln sich aber Embryo und Endosperm ebenso unvollständig wie bei *O. muricata* Venedig  $\times$  *biennis*“, also bei der Kreuzung von zwei Formen, welche wohl beide zu der Gruppe der Arten mit annähernd vollem Keimgehalt gehören. Hieraus ersieht man, daß es sich wohl um denselben Typus von tauben Körnern handelt. Über die Kultur seiner Pflanzen teilt Renner nur mit, daß er für seine Kreuzungen kräftige Exemplare des Münchener botanischen Gartens wählte.

Ich schließe somit, daß die von Renner für diese Kreuzung gefundenen Prozentzahlen nicht auf eine Mitwirkung des semiletalen Faktors von *O. Lamarckiana* weisen, sondern auf die Unvollständigkeit des normalen Keimgehaltes, wie sie bei den meisten Arten von *Oenothera* vorkommt. Daß meine Zahlen weit über 50% hinansteigen, ist teilweise eine Folge der Kultur unter Glas (1908), teilweise aber den günstigen Bedingungen des Jahres 1914 zuzuschreiben.

Um ganz sicher zu sein, habe ich dann 1915 die Kreuzungen wiederholt und zwar zwischen kräftigen, zweijährigen, gut gedüngten, früh verpflanzten und unter Glas wachsenden Individuen beider Arten. Die Pflanzen erreichten am Ende des Sommers weit über 2 m an Höhe. Es wurde auf jeder *Lamarckiana* eine Gruppe von fünf Blüten befruchtet, nachdem die älteren Fruchtknoten und die nächstjüngeren Knospen entfernt worden waren. Die Kapseln erntete ich, als sie völlig reif waren und gerade anfangen sich an ihrer Spitze zu öffnen, und somit ohne Samenverlust. Die Samen wurden sorgfältig und vollständig aus den Kapseln genommen und für die einzelnen Pflanzen gemischt. Die tauben Körner waren leicht kenntlich, wie von Renner angegeben worden ist. Beim Auszählen der Körner für die auszusäenden Proben wurden sie möglichst vollständig mitgezählt. Jede Probe umfaßte, wie stets, 200 Körner und wurde in der am Anfang beschriebenen Weise eingeweicht, zum Keimen ausgelegt und ausgezählt. Es waren vier Mutterpflanzen und somit vier Proben. Sie ergaben das Folgende (s. Tabelle S. 268):

Die mittlere Zahl für 1914 wiederholt das in der vorigen Tabelle gegebene Resultat; die Zahl für 1908 war merklich höher (92%).

c) Keimgehalt der Samen aus der Kreuzung  
*O. Lamarckiana*  $\times$  *biennis*.

Jahr	Kultur	Proz. Keime	
1915	Zweijährig unter Glas	85	65
1915	" " "	80	70
Mittel . . . . .		75 %	
Mittel für 1914 . . . . .		76 %	

Ich folgere hieraus, daß die Zählungen Renners die Mitwirkung des semiletalen Faktors bei der fraglichen Kreuzung nicht beweisen, und daß die Verbindung *O. Lamarckiana*  $\times$  *O. biennis*, trotzdem sie keine Bastardzwillinge gibt, sich in bezug auf den Keimgehalt doch so verhält wie die übrigen angeführten Kreuzungen. Ich erinnere hier an den Keimgehalt von *O. grandiflora*  $\times$  *biennis* (85 %), welche Kreuzung ja auch keine *Laeta*-Spaltung gibt, und bei der der semiletale Faktor beiderseits fehlt (Tabelle b, S. 251). Ferner an die Samen der beiden reziproken Bastarde von *O. syrticola* (*muricata*) und *O. biennis*, welche nur 46—53 % guter Keime enthielten (Tabelle f, S. 253), trotzdem auch hier der semiletale Faktor nicht mitwirkt.

Während die tauben Samen von *O. Lamarckiana* für weitaus den größten Teil nicht von den vollen Körnern zu unterscheiden sind, ist es mir aufgefallen, daß die leeren Exemplare der gekreuzten Samen sich äußerlich meist gar leicht erkennen lassen. Sie sind lang und dünn, von fast zylindrischer Gestalt. Ich habe deshalb von zwei Exemplaren des in Tabelle c) (S. 268) beschriebenen Versuches nochmals je 200 Samen ausgezählt, und aus diesen dann die im trockenen Zustande stiel förmigen Samen ausgesucht. Es waren 70 und 45 Körner. Diese beiden Proben sowie die übriggebliebenen großen Körner wurden gleichzeitig und in der üblichen Weise eingeweicht, eingepumpt und zum Keimen ausgelegt. Von den stiel förmigen Samen keimten 2 und 5, während im zweiten Versuch ein Keim ruhen blieb. Außerdem enthielten von ihnen 3 und 2 Körner große aber gestorbene Keime. Zusammen also 13 unter 115 oder etwa 10 % keimhaltige dünne Samen. Die 130 und 155 anscheinend guten Samen lieferten 110 und 142 Keimlinge, 8 und 5 ruhende Keime und 10 und 2 gestorbene Embryonen. Zusammen also 277 Keime in 285 Samen oder 97 %. Bei einiger Übung würde man also wohl finden,

daß fast alle anscheinend guten Körner Keime enthalten, während fast alle stiel förmigen leer sind. Es zeigt dieses, daß die leeren Samen nach dieser Kreuzung nicht auf derselben Ursache beruhen wie die tauben Körner nach Selbstbefruchtung der *Lamarckiana*.

## G. Die Samen der Bastarde von *O. Lamarckiana*.

Im vorigen Abschnitt haben wir gesehen, daß die Samen, welche unmittelbar aus Kreuzungen von *O. Lamarckiana* mit anderen Spezies hervorgehen, den hohen Keimgehalt dieser letzteren aufweisen. Die semiletale Eigenschaft der genannten Art verhält sich somit rezessiv. Es entsteht dadurch die Frage, ob Spaltungen in der zweiten Generation auftreten. Solche Mendel-Spaltungen sind bei den *Oenotheren* so selten, daß sich im voraus eine Wahrscheinlichkeit nicht ableiten läßt. Leider bildet das fragliche Merkmal ein ungünstiges Material für die Beantwortung dieser Frage, da viele Bastarde entweder selbst so schwach, oder doch in ihrer Fertilität so erheblich herabgesetzt sind, daß der Keimgehalt ihrer Samen bereits aus diesem Grunde nur ein kleiner sein kann. Nur die hohen Zahlen sind eindeutig.

Diese Schwierigkeit läßt sich allerdings durch die Benutzung von Mutanten mit hohem Keimgehalt beseitigen. Auf meine diesbezüglichen Versuche werde ich aber erst an anderer Stelle eingehen können. Hier beschränke ich mich auf die Bastarde zwischen *O. Lamarckiana* und älteren Arten.

Die Spaltung in *Laeta* und *Velutina* wird von den isogamen Arten *O. Hookeri* und *O. Cockerelli* beiderseitig hervorgerufen, von *O. biennis Chicago* aber nur, wenn diese Art den Pollen liefert. Mit wenigen Ausnahmen (*O. Lam.*  $\times$  *Chicago* 1915 : 1 *laeta* und 2 *velutina*) habe ich nur die auf der ersten Generation der Bastarde geernteten Samen untersucht (s. die Tabellen S. 270).

Aus diesen Tabellen ergibt sich, daß der Keimgehalt von *O. hybr. velutina* fast stets niedriger ist als derjenige der so viel kräftigeren *Laeta*. Dieser letztere liegt, mit Ausnahme einer Gruppe, bedeutend oberhalb 50%, und zwar auf allen untersuchten Individuen. Da deren Zahl 15 ist, kann eine Mendel-Spaltung, falls eine solche hier vorhanden wäre, schwerlich übersehen worden sein. Bei der *Velutina* tritt der semiletale Faktor in den Kreuzungen mit *O. Hookeri* auch nicht sichtbar auf; in den übrigen Fällen wird seine Wirksamkeit, falls an-

a) Keimgehalt der Samen von *O. hybr. laeta* und *velutina*.

Bastarde	Kultur	Proz. Keime			
		Laeta		Velutina	
		A	B	C	D

## Von isogamen Arten.

<i>O. Lam.</i> × <i>Hookeri</i> . . . .	1908	92	—	80	77
<i>O. Hookeri</i> × <i>Lam.</i> . . . .	1908	92	84	83	77
<i>O. Hookeri</i> × <i>Lam.</i> . . . .	1908	80	—	—	—
<i>O. Lam.</i> × <i>Cockerelli</i> . . . .	1908	22	16	33	26
<i>O. Lam.</i> × <i>Cockerelli</i> . . . .	1915	28	—	35	30
<i>O. Lam.</i> × <i>Cockerelli</i> . . . .	1915	—	—	27	21
<i>O. Cockerelli</i> × <i>Lam.</i> . . . .	1908	54	—	38	36
<i>O. Cockerelli</i> × <i>Lam.</i> . . . .	1915	69	67	35	21
<i>O. Cockerelli</i> × <i>Lam.</i> . . . .	1915	66	57	30	27
<i>O. Cockerelli</i> × <i>nanella</i> . . . .	1908	—	—	44	41

## Von der heterogamen Art.

<i>O. Lam.</i> × <i>bien. Chicago</i> . .	1908	76	—	35	34
<i>O. Lam.</i> × <i>bien. Chicago</i> . .	1914	65	—	36	—
<i>O. Lam.</i> × <i>bien. Chicago</i> . .	1915	83	82	46	54
<i>O. Lam.</i> × <i>bien. Chicago</i> . .	1915	69	—	—	—
Dies., Samen der 2. Generation	1915	66	—	54	41

Zur besseren Übersicht stelle ich hier die Mittelzahlen aus dieser Tabelle zusammen.

## b) Mittlere Keimprozente aus der vorigen Tabelle.

	Laeta	Velutina
<i>O. Lam.</i> × <i>Hookeri</i> . . . .	92	78,5
<i>O. Hookeri</i> × <i>Lam.</i> . . . .	85,3	80
<i>O. Lam.</i> × <i>Cockerelli</i> . . . .	22	28,7
<i>O. Cockerelli</i> × <i>Lam.</i> . . . .	62,6	31,2
<i>O. Cockerelli</i> × <i>nanella</i> . . . .	—	42,5
<i>O. Lam.</i> × <i>bien. Chicago</i> . .	73,5	42,3

wesend, von der individuellen Schwäche der Bastarde verdeckt. Hauptsache ist aber, daß zwar die Gruppen verschieden sind, daß aber bis jetzt innerhalb keiner einzigen Gruppe sowohl Individuen mit annähernd

vollem als solche mit annähernd halbem Keimgehalt vorkommen. Damit möchte ich die Hauptfrage aber noch keineswegs als entschieden betrachten.

Die beiden jetzt zu behandelnden heterogamen Arten bestätigen dieses. Sie gaben aber nur Bastarde mit niedrigem Keimgehalt.

**c) Keimgehalt der Samen von *O. hybr. laeta* und *velutina*.**

Kultur	Ernte auf der	Proz. Keime							
		Laeta				Velutina			
		A	B	C	D	E	F	G	H

*O. biennis* × *Lamarckiana*.

1914	1. Gen.	40	31	30	—	25	14	10	—
1914	1. "	32	28	28	—	12	10	10	—
1914	1. "	28	24	23	—	7	6	5	4
1915	1. "	31	26	19	11	14	3	2	1

*O. syrticola* × *Lamarckiana*.

1908—10	1. Gen.	22	—	—	—	62	—	—	—
1908	2. "	45	—	—	—	—	—	—	—
1908	3. "	—	—	—	—	52	40	—	—
1915	4. "	32	30	23	20	—	—	—	—
1915	7. "	—	—	—	—	52	46	40	31

Im Mittel findet man für die erste Verbindung: *Laeta* 27% und *Velutina* 9% und für die zweite: *Laeta* 28,5% und *Velutina* 46%. Die *Velutina*-Pflanzen aus der Kreuzung *O. syrticola* (*muricata*) × *Lamarckiana* gehörten sämtlich der in meiner „Gruppenweisen Artbildung“ auf Taf. XVIII abgebildeten und S. 128 beschriebenen großblütigen Rasse an. Die hier benutzten Kulturen waren Wiederholungen der dort besprochenen. Eine Änderung des prozentischen Keimgehaltes ist im Laufe der Generationen nicht sichtbar geworden.

Die Bastardzwillinge *Densa* und *Laxa* verhalten sich im wesentlichen ähnlich wie *Laeta* und *Velutina*; ihre Prozentzahlen deuten anscheinend alle auf einen annähernd vollen, aber durch die individuelle Schwäche dieser Bastarde bedeutend herabgesetzten Keimgehalt:

**d) Keimgehalt der Samen von *O. (bien. Chicago × Lamarckiana) densa* und *laxa*.**

Kultur	Generation	Proz. Keime			
		Densa		Laxa	
1914	2. Gen.	76	—	63	50
1915	3. "	80	78	65	48
1915	3. "	66	66	47	46

Dagegen sind die einförmigen Bastarde vom Typus *Gracilis*, teils wegen ihrer schmalen Blätter und ihres oft ungenügenden Chlorophyllgehaltes, teils aus anderen Ursachen stets so auffallend schwach, daß nur ein niedriger Keimgehalt erwartet werden kann:

**e) Keimgehalt von *O. (Lamarckiana × atrovirens) gracilis*.**

Kultur	Generation	Proz. Keime			
		A	B	C	D
1911	1. Gen.	53	—	—	—
1907	2. "	38	37	41	26

Die Bastarde von *O. Lamarckiana* mit *O. grandiflora* sind, wie bereits oben bemerkt wurde, in der ersten Generation nicht einförmig. Ich werde sie aber erst an anderer Stelle, nach weiter fortgesetzten Kulturen beschreiben können. Da sie aber das Obige im wesentlichen bestätigen, führe ich einige Bestimmungen an, welche ich mit der am zahlreichsten vertretenen Spaltungsform ausgeführt habe, d. h. mit derjenigen, welche nach Selbstbefruchtung die Spaltungen wiederholt. Das Übrige behalte ich mir für später vor.

**f) *O. Lamarckiana × grandiflora*.**

Kreuzung	Kultur	Proz. Keime		
<i>O. Lam. × grandiflora</i> . . .	1915	79	79	—
<i>O. nanella × grandiflora</i> . .	1914	68	66	—
<i>O. grandiflora × Lam.</i> . . .	1915	85	79	—
<i>O. grandiflora × nanella</i> . .	1914	80	77	56



Untersucht sind nur die auf der ersten Generation durch Selbstbefruchtung gewonnenen Samen. Eine Spaltung tritt in diesen Zahlen nicht ans Licht. Die entsprechenden Verhältnisse für die 1. Generation, d. h. für die unmittelbar durch die Kreuzung erhaltenen Samen, waren 86—94 und 83% (Tabelle a, S. 265), also nur wenig höher als hier.

Alle diese Bestimmungen (Tabellen a—e, S. 265—272) sind an einem viel ausgedehnteren, speziell zu diesem Zwecke kultivierten Material zu wiederholen.

Es erübrigt mir jetzt noch die Samen der einförmigen Bastarde zwischen *O. Lamarckiana* und *O. biennis* zu besprechen. Der Prozentsatz der guten Samen war für die unmittelbar aus der Kreuzung hervorgegangenen Ernten im Jahre 1914 im Mittel 76% und in 1915 im Mittel 75% (Tabelle c, S. 271) und wir haben ausführlich erörtert, daß dieses einen annähernd vollen, aber durch die Kreuzung bedeutend geschwächten Keimgehalt bedeutet. Die Bastarde sind im Verhältnis zu beiden Eltern schwach. Ich habe sie, um eine eventuelle Spaltung auffindig zu machen, in größerer Zahl künstlich befruchtet. Im Sommer 1914 kultivierte ich sie in der üblichen Weise, im unbedeckten Teil meines Gartens, nach reichlicher Düngung und zu 15 Pflanzen pro qm, wobei die Individuen sich während der Stengelbildung merklich berühren und beschatten. In 1915 wiederholte ich die Kultur bei größerer gegenseitiger Entfernung (10 Pflanzen pro qm), teilweise unter Glas, und sorgte für eine besser anhaltende Bespritzung zur Zeit der Bewurzelung nach dem Auspflanzen auf den Beeten. Es wurden stets Pflanzen der 1. Generation kultiviert und befruchtet.

#### g) Keimgehalt der Samen von *O. Lamarckiana* × *biennis*.

Kultur	Proz. Keime				
1909	27	—	—	—	—
1914	31	28	27	27	27
1914	27	25	24	23	22
1914	25	22	21	20	—
1915	64	61	59	—	—
1915	51	48	39	—	—

Im Mittel also für 1914: 25%, für 1915 aber 53%. Eine einzelne Bestimmung mit Samen der 1910 kultivierten 2. Generation ergab 25%.

Sowohl die Zahlen von 1914 als diejenigen von 1915 bildeten geschlossene Gruppen, deren Extreme nur wenig von ihrem Mittelwert abweichen. Innerhalb der beiden Gruppen werden keine Spaltungen sichtbar. Ihr gegenseitiger Unterschied rührt offenbar von der Empfindlichkeit dieser Bastarde für die Kulturbedingungen her. Wahrscheinlich würde man bei zweijähriger Kultur noch höhere Zahlen erhalten.

Aus den Versuchen dieses Abschnittes geht hervor, daß die Samen der Bastarde von *O. Lamarckiana* nach Selbstbefruchtung der Pflanzen der 1. Generation im allgemeinen einen hohen Keimgehalt haben, wie die unmittelbar aus den Kreuzungen hervorgegangenen Samen. In manchen Fällen sind die Zahlen aber niedrigere; dabei verhielten sich aber die verschiedenen Individuen derselben Bastardform bis jetzt unter sich gleich. Andeutungen von Spaltungen innerhalb der Gruppen sind daher noch nicht gefunden worden. Ich möchte hier aber ausdrücklich betonen, daß meine Untersuchungen sich nur auf die Hauptlinien des Vorganges beziehen, und daß sie in manchen Einzelfällen nicht zahlreich genug sind, um auf ein wirkliches Fehlen von Spaltungen zu schließen. Diesen Punkt muß ich für weitere Studien vorbehalten.

Die tauben Samen der Bastarde sind gewöhnlich teils schmal, teils flach, wohl infolge eines seitlichen Druckes während ihres Wachstums. Bisweilen waren bis  $\frac{4}{5}$  der Samen dadurch schon äußerlich als leer zu erkennen. Es kommen aber auch leere Samen von derselben Größe wie die vollen vor; sie sind äußerlich nicht kennbar. Ich erinnere hier an die Samen einer Kreuzung von *O. Lamarckiana* mit einer Art von *Euoenothea*, welche anscheinend gut ausgebildet waren und sich in äußerlich normalen Früchten entwickelten, welche aber dennoch keine keimfähigen Körner enthielten.

## H. Die Samen von *O. suaveolens* Desf.

Diese schöne, großblumige und wohlriechende Art hat, wie *O. Lamarckiana*, stets wenigstens zur Hälfte leere Körner unter ihren Samen (Tabelle b, S. 245). Die tauben Exemplare sind meist ebenso groß wie die vollen und von diesen äußerlich nicht zu unterscheiden. Daneben kommen auch kleinere leere Körner vor, und zwar um so mehr, je niedriger der gesamte Keimgehalt einer gegebenen Probe ist. Es liegt auf der Hand anzunehmen, daß die Körner infolge einer semiletalen Eigenschaft zur Hälfte taub werden, daß aber ein weiteres Abnehmen

des Keimgehaltes auf die Wirkung ungünstiger Lebensbedingungen zurückzuführen ist, und meine Beobachtungen bestätigen im allgemeinen diese Folgerung.

*O. suaveolens* gibt in ihren Kreuzungen mit denjenigen Arten, welche *O. Lamarckiana* in *Laeta* und *Velutina* spalten, diese Spaltungen nicht. Dagegen spaltet sie die *Lamarckiana* selbst in dieser Weise. Über die betreffenden Kulturen werde ich an anderer Stelle berichten; hier beschränke ich mich auf den Keimgehalt ihrer Samen. Die Herkunft meiner Rasse habe ich bereits früher beschrieben<sup>1)</sup>; und ihre Samen habe ich zu einigen Versuchen über den Einfluß des Einpumpens von Wasser auf die Keimkraft benutzt<sup>2)</sup>. Die Art ist sehr mutabel und lieferte in meinen Kulturen teils eigene Mutationen, teils solche, welche denen anderer Arten parallel sind<sup>3)</sup>.

Im Jahre 1915 habe ich den Keimgehalt der auf der 2. Generation meiner aus Fontainebleau herrührenden Rasse für acht Pflanzen unter möglichst günstigen Kulturbedingungen und nach Befruchtung auf dem unteren Teil der Hauptrispe bestimmt.

Ich fand:

a) Samen von *Oenothera suaveolens*.

Kultur	Proz. Keime <sup>4)</sup>				Mittel
1915	37	36	29	29	} 30
1915	31	28	28	25	

Im Sommer 1914 habe ich die Ernten der Anfang und Ende Juli blühenden Blüten miteinander verglichen, und zwar teils mit der obigen Rasse, teils mit der schmalblättrigen Varietät aus Coimbra in Portugal, deren Samen mir Herr A. Cortezao geschickt hatte.

<sup>1)</sup> *L'Oenothera grandiflora* de l'herbier de Lamarck. Revue gén. bot. XXV bis, S. 151.

<sup>2)</sup> Über künstliche Beschleunigung der Wasseraufnahme in Samen. Biol. Centralbl. Bd. XXXV, Nr. 4, April 1915, S. 161.

<sup>3)</sup> Die endemischen Pflanzen von Ceylon und die mutierenden *Oenotheren*. A. a. O. Bd. XXXVI, 1916, S. 6.

<sup>4)</sup> Vergl. S. 245.

**b) Samen auf der Basis und der Spitze der Hauptrisse  
von *O. suaveolens*.**

		Proz. Keime			
		A	B	C	D
<i>O. suaveolens</i> . . . . .	Basis	39	24	26	15
" . . . . .	Spitze	19	21	17	12
<i>O. s. von Coimbra</i> . . . .	Basis	45	40	40	36
" . . . . .	Spitze	26	30	27	37

Wie man sieht, sind die Samen am Grunde der Rispe in der Regel besser ausgefüllt als weiter hinauf, wie solches ja auch bei anderen Arten beobachtet wurde.

Bei der Kreuzung von *O. suaveolens* mit Arten mit hohem Keimgehalt erhält man Ernten, welche diesem letzteren Werte nahe kommen. Ich erhielt die folgenden Zahlen, indem ich fast jedesmal die beiden reziproken Kreuzungen ausführte.

**c) Gekreuzte Samen von *O. suaveolens*.**

	Kultur	Proz. Keime	
		Kreuzung	Reziproke Kreuzung
<i>O. suav.</i> × <i>biennis</i> . . . . .	1914	93	93
<i>O. suav.</i> × <i>bi. Chicago</i> . . . . .	1913—14	63	86
<i>O. suav.</i> × <i>Cockerelli</i> . . . . .	1913	44	90
<i>O. suav.</i> × <i>Cockerelli</i> . . . . .	1915	83	70
<i>O. suav.</i> × <i>syrticola</i> . . . . .	1913	88	57
<i>O. suav.</i> × <i>syrticola</i> . . . . .	1915	74	—
<i>O. Hookeri</i> × <i>suaveolens</i> . . . . .	1915	99, 97	—

Die semiletale Eigenschaft ist hier also dem normalen Verhalten gegenüber rezessiv, wie bei *O. Lamarekiana*. Ein Unterschied zwischen den beiden Geschlechtern wird hier ebenso wenig sichtbar wie bei dieser Art. In dem Versuche mit *O. suaveolens* × *Cockerelli* mit 44% Keime enthielt die Probe einen auffallenden Gehalt an kleinen dünnen Körnern.

Kreuzt man die beiden Arten mit annähernd halbem Keimgehalt miteinander, so erhält man gleichfalls Ernten mit hohem Keimgehalt. Auch hier habe ich eine reziproke Kreuzung ausgeführt.

d) Kreuzungen von *O. Lamarekiana* und *O. suaveolens*.

	Kultur	Proz. Keime	
		Kreuzung	Reziproke Kreuzung
<i>O. suaveolens</i> × <i>Lam.</i> . . . . .	1914	89	97
" × <i>Lam.</i> . . . . .	1915	90	—
" × <i>nanella</i> . . . . .	1913	77	—
" × " . . . . .	1913	55	—
" × " . . . . .	1915	89	—

Die niedrige Zahl von 55% für *O. suaveolens* × *nanella* war von einem bedeutenden Gehalt an dünnen fast stielförmigen Samen bedingt. Das Ergebnis dieser Gruppe von Kreuzungen erinnert an das Verhalten von *O. lutea* × *O. nanella*, wo ein Teil der Bastarde die in den Eltern verschwundene Statur und Gestalt der *O. Lamarekiana* zurück erhält. Es deutet darauf hin, daß die semiletalen Eigenschaften beider fraglichen Arten vielleicht nicht dieselben sind, oder daß sie in verschiedener Weise mit anderen Faktoren verbunden sind. Doch bedarf dieser Punkt einer näheren Untersuchung, bevor eine endgültige Lösung gegeben werden kann.

Samen der erwähnten Kreuzungen habe ich dann ausgesät, um im nächsten Jahre die selbstbefruchteten Ernten der Bastarde zu prüfen. Von den Kreuzungen mit älteren Arten benutzte ich stets die erste Generation. Diese war in der Regel einförmig, aber zeigte bei den Bastarden von *O. Hookeri* eine Spaltung in einen intermediären und einen der Kalifornischen Art ähnlichen Typus. Für beide Typen habe ich die Samen untersucht.

e) Selbstbefruchtete Samen der Bastarde der ersten Generation von *O. suaveolens*.

Bastarde	Kultur	Proz. Keime	
		A	B
<i>O. suaveolens</i> × <i>biennis</i> . . . . .	1915	97	98
<i>O. biennis</i> × <i>suaveolens</i> . . . . .	1915	45	37
<i>O. biennis</i> Chicago × <i>suaveolens</i> . . . . .	1915	44	37
<i>O. suaveolens</i> × <i>Cockerelli</i> . . . . .	1914	35	13
<i>O. syrticola</i> × <i>suaveolens</i> . . . . .	1915	89	74
<i>O. suaveolens</i> × <i>Hookeri, typica</i> . . . . .	1914	83	80
<i>O. suaveolens</i> × " „ <i>Hookeri</i> “ . . . . .	1914	89	86

Der Keimgehalt ist zumeist ein hoher. *O. suaveolens*  $\times$  *biennis* hat die Gestalt von *O. biennis*, und ist kräftig wie diese, während die reziproken Bastarde die schwache Gestalt des *Conica*-Typus<sup>1)</sup> aufweisen; diesem Unterschiede entsprechen ihre Keimprozent. Die Verbindungen mit *O. biennis* *Chicago* und *O. Cockerelli* lieferten auch in der ersten Generation (Tabelle c, S. 276) die niedrigsten Zahlen der Gruppe. Auf eine etwaige Mendelspaltung weisen diese Zahlen somit wohl nicht hin.

In den Kreuzungen mit *O. Lamarckiana* und deren Derivaten verhält sich *O. suaveolens*, abgesehen von dem hier häufigeren Vorkommen von mutierten Sexualzellen, wie *O. biennis*. Ist *suaveolens* die Mutter, so entstehen die Bastardzwillinge *Laeta* und *Velutina*; liefert *suaveolens* aber den Pollen für die Kreuzung, so entstehen einförmige intermediäre Bastarde. Obgleich ich die Beschreibung der Bastarde erst an anderer Stelle veröffentlichen können, ist es doch wichtig hier darauf hinzuweisen, daß sowohl die Spaltung als auch das Ausbleiben einer solchen unter den Bastarden von *O. Lamarckiana* mit einer Art mit hohem Keimgehalt (*O. biennis*) und mit einer Spezies mit annähernd halbem Keimgehalt (*O. suaveolens*) beobachtet werden. Es lehrt dieses, daß zwischen den Keimprozenten und der Bastardspaltung keine einfache ursächliche Beziehung bestehen kann.

**f) Selbstbefruchtete Samen der Bastarde zwischen  
*O. Lamarckiana* und *O. suaveolens*.**

	Kultur	Generation	Proz. Keime			
			Laeta		Velutina	
			A	B	C	D
<i>O. suaveolens</i> $\times$ <i>Lam.</i> . .	1915	1.	47	41	6	—
„ $\times$ <i>nanella</i> .	1914	1.	48	46	30	18
„ $\times$ „ .	1915	2.	51	48	50	29
Einförmige Bastarde						
<i>O. Lam.</i> $\times$ <i>suaveolens</i> . .	1915	1.	45		38	
<i>O. nanella</i> $\times$ <i>suaveolens</i> .	1914	1.	42		40	
„ $\times$ „ .	1915	2.	51		42	

Die Prozentzahlen dieser Bastarde sind 50—51 oder niedriger. Sie sind somit zweideutig. Für die einförmigen Bastarde sind sie

<sup>1)</sup> Gruppenweise Artbildung S. 69—82.

38—51%, für *Laeta* 41—51%, für *Velutina* 6—50%. Im Mittel 43—47 und 20%. Diese Unterschiede rühren wahrscheinlich hauptsächlich von Differenzen in der individuellen Kraft der Bastarde her; auf eine Spaltung in zwei Typen deuten sie wohl noch nicht hin. Vielleicht wird es gelingen, diese Fragen durch Kulturen unter besseren klimatischen Bedingungen zu beantworten. Übrigens möchte ich hier auf die Tabellen c von S. 271 und g auf S. 273 hinweisen, wo die Bastarde von *O. Lamarckiana* mit *O. biennis* fast genau parallele Erscheinungen darbieten.

## I. Renners Hypothese über die Bedeutung der tauben Samen.

Wenige Erscheinungen sprechen auf experimentellem Gebiete schärfer und klarer für die Mutationstheorie, als die Eigenschaft von *Oenothera Lamarckiana* und *O. suaveolens*, nur in etwa der Hälfte ihrer Samen lebensfähige Keime auszubilden. Denn offenbar kann diese Eigenschaft nicht auf dem Wege unmerklich kleiner Variationen und deren Anhäufung auf Grund ihres Nutzens im Kampf ums Dasein entstanden sein. Die tauben Körner haben nicht den Nutzen der Raumersparnis für die guten Samen, denn sie nehmen im Mittel ebenso viel Platz in der Frucht wie diese. Eine Verdoppelung der Anhäufung von Nährstoffen in den Keimen erzielen sie auch nicht, weil ja der Raum für eine entsprechende Ausbildung fehlt. Überdies pflegen die *Oenotheren* nur so viele Früchte zu machen als sie ausbilden können; ist diese Zahl, meist ein kleines halbes Hundert, erreicht, so schließen sie die Rispe ab, indem sie keine weiteren Blütenknospen öffnen. Alle sonstigen Vermutungen über einen etwaigen Nutzen der tauben Samen werden durch die Tatsache widerlegt, daß *O. biennis* nahezu volle Keimkraft hat, und im Kampf ums Dasein weder von *O. Lamarckiana* noch von *O. suaveolens* besiegt wird. Ferner ist es klar, daß ein langsames stufenweises Entstehen dieser Eigenschaft niemals auf Grund eines etwaigen Nutzens stattfinden könnte; jedenfalls am Anfang könnte die natürliche Auslese sie nicht berücksichtigen. Auch bliebe es unerklärt, weshalb sie gerade bei etwa 50% der Samen ihre endgültige Ausbildung erreicht haben sollte. Offenbar kann sie nur auf dem Wege der Mutation entstanden sein. Sie ist nutzlos und unschädlich.

Die Spaltung von *O. Lamarckiana* in *Laeta* und *Velutina* läßt sich in einfacher Weise erklären, wenn man dazu die Mitwirkung eines labilen

Faktors annimmt<sup>1)</sup>. Um dieser Annahme zu entgehen, und die Erscheinung auf das Schema einer Mendel-Spaltung zu bringen, hat Renner eine Beziehung zu den tauben Samen gesucht. Er nimmt an, daß *O. Lamarckiana* zweierlei Keimzellen bildet<sup>2)</sup>. Bei den Kreuzungen mit Arten, welche die *Laeta*-Spaltung hervorrufen, würde dann die eine Gruppe zum Bastarde *Laeta*, die andere zur *Velutina* werden. Bei der Selbstbefruchtung von *Lamarckiana* würden dann, wenn man die Mendelsche Regel für Monohybriden auf sie anwendet, drei Typen entstehen, und zwar 25% *Laeta*  $\times$  *Laeta*, 50% *Laeta*  $\times$  *Velutina* und 25% *Velutina*  $\times$  *Velutina*. Tatsächlich entsteht aber keiner von diesen drei Typen<sup>3)</sup>. Renner nimmt nun an, daß *Laeta*  $\times$  *Laeta* und *Velutina*  $\times$  *Velutina* die stets zur Hälfte vorhandenen tauben Körner bilden, während *Laeta*  $\times$  *Velutina* die guten Samen liefert, und daß aus dieser Verbindung die *Lamarckiana*, und nur diese, wiederhergestellt würde. In dieser Weise würde sich die Konstanz der *Lamarckiana* und ihr Verhalten bei den *Laeta*-Spaltungen erklären lassen.

Gegen diese Auffassung läßt sich anführen, daß sie aus zu zahlreichen einzelnen Hypothesen besteht, und daß keine von diesen eine tatsächliche Grundlage hat. Es werden zwei Gruppen von erblichen tauben Körnern angenommen. Das stimmt aber nicht zu Renners Erfahrungen, und ebensowenig, daß sie zusammen die Hälfte der ganzen Ernte ausmachen würden. Renner fand bei *O. Lamarckiana* in einer Probe von 66 Stück etwa ein Drittel (25 Stück) vollentwickelte Embryonen; in 21 Samen waren die Embryonen noch sehr klein und kugelig und in 20 Samen waren entweder gar keine oder winzig kleine wenigzellige Embryonen vorhanden (a. a. O., S. 134 und Fig. 15). Er folgert daraus, daß im Falle einer Mendel-Spaltung die untersuchte Linie von *O. Lamarckiana* mindestens doppelt heterozygotisch ist (S. 135). Ebenso in anderen Fällen (S. 139). Nach den in diesem Aufsatz niedergelegten Beobachtungen halte ich aber die beiden Gruppen mißlingender Samen für durchaus verschieden. Erblich taub ist nur etwa die Hälfte der Samen, aber die kugeligen Embryonen gehören der fluktuierenden Variabilität der normalen Samen an; ihre Anzahl ist um so kleiner, je günstiger die Lebensbedingungen sind. Dazu stimmen auch Renners Beobachtungen, denn er fand die kleinen Embryonen bisweilen teils

<sup>1)</sup> Gruppenweise Artbildung 1913, S. 111.

<sup>2)</sup> O. Renner, a. a. O., S. 133.

<sup>3)</sup> Über das Ergebnis von Kreuzungen zwischen *Laeta* und *Velutina* vergl. meine „Gruppenweise Artbildung“, S. 140 usw.



kugelig, teils beträchtlich größer und zweilappig. Auch war die Zellenzahl im Embryo ziemlich verschieden (S. 140). Dasselbe kommt nach meinen Beobachtungen auch bei Arten vor, in denen viel weniger als die Hälfte der Samen leer ist (siehe oben S. 247). Renners und meine Beobachtungen stimmen also darin überein, daß es bei *O. Lamarckiana* nur eine Art erblich tauber Körner gibt, und die Annahme von zwei solchen Typen ist somit eine willkürliche. Diesen einen Typus betrachten wir beide als konstant, der andere kommt aber in wechselnden, von der Lebenslage bestimmten Zahlenverhältnissen vor (vergl. a. a. O., S. 136).

Weshalb *Laeta*  $\times$  *Laeta* und *Velutina*  $\times$  *Velutina* existenzunfähig sein sollten, wird nicht angegeben. Es wird dieses wohl nur im Interesse der Hypothese angenommen. Ebensowenig wird die Annahme begründet, daß *Laeta*  $\times$  *Velutina* einen einförmigen Bastard geben müßte; dieses stimmt mit den Ergebnissen der Kreuzungen von *O. hybr. laeta*  $\times$  *O. hybr. velutina* und den reziproken Verbindungen nicht überein. Weitere Hypothesen wären erforderlich, um dieses zu erklären. Auch ist es gar nicht notwendig, daß *Laeta*  $\times$  *Velutina* genau den Typus *Lamarckiana* geben sollte, wenigstens werden für diese Meinung keine Gründe angeführt.

Renner stützt sich wesentlich auf seine Beobachtungen an *O. Lamarckiana*  $\times$  *biennis*. Diese kann ich aber nicht bestätigen, wie oben dargetan wurde (S. 268—273). Diese merkwürdige konstante Bastardform rührt nicht aus Kreuzungen her, welche zur Hälfte taube Samen liefern. Meine diesbezüglichen Versuche wurden zum Teil 1915 an eigens zu diesem Zwecke mit großer Sorgfalt kultivierten und kastrierten, sehr kräftigen Individuen ausgeführt (siehe oben). Vielleicht hat Renner eine andere Form von *O. biennis* benutzt; er fand sein Material in einem botanischen Garten, und hier sind die *Oenotheren* nur zu oft von unreiner Herkunft. Wie dem auch sei, es kann die Annahme, daß bei der Befruchtung von *O. Lamarckiana* durch die reine *O. biennis* die hypothetischen *Laeta*-Eizellen den einförmigen Bastard und die gleichfalls nur vermuteten *Velutina*-Eizellen die tauben Körner liefern sollten, nicht aufrecht gehalten werden (a. a. O., S. 133). Es liegen hier offenbar keine Zwillinge vor, und meine Ansicht, daß *O. Lamarckiana* zwar immer *potentia* spaltbar ist, aber bei Kreuzung nicht immer wirklich gespalten wird, bleibt die einzig mögliche.

Renner folgert aus seiner Ansicht, daß *O. muricata* sich in diesen Beziehungen ebenso verhalten muß wie *O. biennis* (S. 133). Dem ist

aber nicht so. Im Gegenteil sind die von *O. muricata* (*syrticola*) befruchteten Samen von *Lamarckiana* nahezu alle keimhaltig (99% Tabelle b, S. 266).

Aus allen diesen Erörterungen geht hervor, daß Renners Ansicht aus inneren Gründen eine sehr unwahrscheinliche ist. Daß es zweckmäßiger ist, sie ganz fallen zu lassen, erfährt man am besten, wenn man ihre Anwendbarkeit auf andere Arten prüft. Die betreffenden Tatsachen sind in den vorigen Abschnitten in Verbindung mit anderen Erscheinungen vorgeführt worden und bedürfen hier somit nur einer kurzen Zusammenstellung. Entscheidend ist das Verhalten von *O. suaveolens* Desf. und *O. grandiflora* Ait. Die erstere bildet zur Hälfte taube Samen wie *Lamarckiana* und verhält sich in bezug auf die andere Hälfte den Lebensbedingungen gegenüber gleichfalls wie diese. Je günstiger die Umstände sind, um so mehr steigert sich ihr Keimgehalt bis zu einer Grenze von etwa 50%. Diese Grenze wird aber nicht überschritten. Renner würde daraus folgern müssen, daß sie von denselben Arten wie *Lamarckiana* in *Laeta* und *Velutina* gespalten werden müßte. Dem ist aber nicht so; sie bildet mit diesen einförmige Bastarde. Überdies besitzt sie selbst das Vermögen, die *Lamarckiana* zu spalten, und verhält sich dabei wie *O. biennis*, indem auch die Kreuzung *O. Lamarckiana*  $\times$  *suaveolens* einförmige Bastarde gibt.

Gerade umgekehrt liegen die Verhältnisse für *O. grandiflora*. Diese hat nicht die Eigenschaft zur Hälfte taube Samen zu bilden, wird aber dennoch in *Laeta* und *Velutina* gespalten. Die diesbezüglichen Versuche von Davis habe ich mit einer reineren Rasse von anderer Herkunft wiederholt und bestätigt gefunden. Die Spaltungen verlaufen denen der *Lamarckiana* parallel und fehlen auch bei der Kreuzung *O. grandiflora*  $\times$  *biennis*.

Es ist somit klar, daß zwischen der *Laeta*-Spaltung und den tauben Samen der *Lamarckiana* keine einfache ursächliche Beziehung bestehen kann. Diese Folgerung findet noch eine weitere Bestätigung in dem Verhalten von *O. rubrinervis*, welche die *Laeta*-Spaltung der Mutterart beibehalten hat, trotzdem die Eigenschaft, zur Hälfte taube Samen zu machen, in ihr verloren gegangen ist (Tabelle c, S. 262).

Die tauben Samen von *O. Lamarckiana* haben vielleicht eine ganz andere Ursache als Renner annimmt. Darauf deutet wenigstens der Umstand hin, daß sie das regelmäßige Mendeln anderer Eigenschaften nicht zu hindern, und sogar die Zahlenverhältnisse nicht abweichen zu

lassen brauchen. *O. brevistylis*, der bei Selbstbefruchtung nicht 1% guter Samen ausbildet, folgt in ihren Kreuzungen mit *O. Lamarckiana* der Mendelschen Regel für die Monohybriden genau.

Renner gründet auf seine Auffassung der *Laeta*-Spaltung einige Betrachtungen über die Aussicht, die Mutabilität der *O. Lamarckiana* auf Mendel-Spaltungen zurückzuführen. Seitdem sind aber ziemlich zahlreiche Arten bekannt geworden, welche zwar mutieren, aber in bezug auf die *Laeta*-Spaltung sich entgegengesetzt verhalten (*O. biennis*, *O. suaveolens* usw.). Meine eigene Auffassung ist nicht etwa, daß das Vorhandensein labiler Faktoren eine unerläßliche Bedingung für das Mutieren ist, aber nur, daß es einen der Umstände bildet, welche diesen Vorgang wesentlich begünstigen und steigern können. Nur der außerordentliche Reichtum der *Lamarckiana* an Mutanten dürfte unter dem Einflusse ihrer labilen Eigenschaften stehen. Doch ist er nicht etwa auf diese selbst beschränkt.

Renner hat auch versucht, die Konstanz der Artbastarde durch die Anwesenheit tauber Samen zu erklären. Er führt die von mir beobachtete und auch von Baur bestätigte Tatsache an, daß in den doppeltreziproken Bastarden sich nicht alle Eigenschaften in derselben Weise verhalten. Auch hat er den Gehalt an tauben Samen bei *O. biennis*  $\times$  *muricata* und der reziproken Verbindung bestimmt. Seine Ergebnisse stimmen mit den meinigen überein (Tabelle f, S. 253). Seine Folgerung wird aber namentlich durch den Umstand widerlegt, daß andere Artbastarde konstant sind, ohne eine merkliche Schwächung ihrer Keimkraft zu zeigen, wie z. B. *O. biennis* *Chicago*  $\times$  *biennis* und *O. Cockerelli*  $\times$  *biennis*. Das abweichende Verhalten der *Muricata*-Bastarde habe ich im betreffenden Abschnitte ausführlich beleuchtet.

Zum Schlusse möchte ich bemerken, daß die Ausführungen Renners wiederum klar zeigen, wie unfruchtbar die Bestrebungen sind, den ganzen Reichtum der Erscheinungen auf den Gebieten der Bastardierungen und der Mutationen auf ein einfaches Schema zurückführen zu wollen. Glücklicherweise hat sich inzwischen der Schwerpunkt der Frage verlegt. Durch die Untersuchungen von Willis ist das Studium der Vorgänge der Artbildung im Freien eingeleitet worden, und durch die systematischen Forschungen von Bartlett lernen wir die Artunterschiede genauer kennen. Die Frage ist somit diese, ob die bei mehreren Arten im Versuchsgarten beobachteten Mutationen den Vorgängen bei der Artbildung in dieser Gattung im Freien entsprechen oder nicht. Be-

steht ein Parallelismus, wie ich meine<sup>1)</sup>, so sollte dieser ausführlich studiert werden. Besteht er zwischen den Vorgängen im Freien und den jetzigen Veränderungen in unseren Gärten nicht, so müssen die letzteren in weit ausgedehnterem Maßstabe untersucht werden. Denn der Behauptung, daß Artbildung nur im Freien und nicht im Versuchsgarten vor sich gehen kann, wird doch wohl niemand mehr beipflichten.

## K. Die schwedische Rasse von *O. Lamarckiana*.

N. Heribert-Nilsson hat unter dem Namen *Oenothera Lamarckiana* eine Rasse beschrieben, welche offenbar nicht diese Art selbst ist, sondern eine wohl aus ihr entstandene Gartenmutation<sup>2)</sup>. Seine Folgerungen können aus diesem Grunde nur mit gewissen Einschränkungen auf *O. Lamarckiana* übertragen werden, wie auch bereits von Gates hervorgehoben wurde<sup>3)</sup>. Als äußere Unterschiede sind hervorzuheben, daß die schwedische Rasse weniger ausgeprägt zweijährig ist, daß die Rosetten kleiner sind und weniger beblättert, daß die Kelchblätter mit rotbrauner Farbe tingiert sind, und daß auch die Früchte vier braunrote Längsstreifen haben. Außerdem sind die Nerven rot.

Die schwedische Rasse unterscheidet sich aber von der *O. Lamarckiana* wesentlich dadurch, daß sie sich in jeder Generation in zwei Typen spaltet. Der eine ist rotnervig und wiederholt die Spaltung. Der andere ist weißnervig, und in seinen Nachkommen konstant. Er war von der von mir kultivierten Rasse weder im Stadium der Rosetten von Wurzelblättern, noch während der Blüte, noch auch sonst zu unterscheiden. Die schwedische Rasse verhält sich also ähnlich wie meine *O. scintillans*, welche sich auch in jeder Generation spaltet, indem die eine Gruppe der vorigen Generation gleicht und die Spaltung wiederholt, während die andere Gruppe den Typus der *Lamarckiana* wenigstens äußerlich genau wiederholt und sich nicht mehr spaltet. Ich nenne solche Rassen dimorph, und habe davon in den letzten Jahren mehrere Typen durch Mutation erhalten, und zwar nicht nur aus der *O. La-*

<sup>1)</sup> Die endemischen Arten von Ceylon und die mutierenden *Oenotheren*. Biol. Centralbl., Bd. XXXVI, 1916, S. 8—11.

<sup>2)</sup> N. Heribert Nilsson, Die Spaltungserscheinungen der *Oenothera Lamarckiana*. Lunds Universitets Arsskrift NF, Bd. 12, Nr. 1, 1915.

Derselbe, Die Variabilität der *Oenothera Lamarckiana* und das Problem der Mutation, Zeitschr. f. Ind. Abst. 1912, Bd. VIII, Heft 1—2.

<sup>3)</sup> R. R. Gates, The Mutationfactor in evolution 1915.

*marckiana*, sondern auch aus einer andern Art<sup>1)</sup>. Einige unter ihnen sind bereits in den vorigen Abschnitten namhaft gemacht worden, wie *O. cana*, *O. pallescens* und *O. liquida* (Tabelle b, S. 261).

Die schwedische Rasse ist somit eine dimorphe Mutation der *O. Lamarekiana*. Ob ihre Spaltungen auf derselben Ursache beruhen, geht aus den vorhandenen Mitteilungen nicht hervor (S. 24 und S. 87).

Nilsson fand seine Rasse in einem Garten in Almaröd (im südlichen Schonen); sie rührte wahrscheinlich von Samen her, welche vom Gartenverein zu Gotenburg gekauft worden waren. Die Samen dieser Quelle kamen von Erfurt und Quedlinburg, und gehörten somit gewiß derselben Rasse an wie die von mir kultivierte. Rosetten werden in Almaröd oft von Garten zu Garten versetzt, oft nur eine oder ein Paar und es ist somit sehr wohl möglich, daß zufällig ein mutiertes Exemplar isoliert worden ist. Ob die betreffende Mutation ursprünglich in Erfurt oder in Gotenburg oder in Almaröd stattgefunden hat, ist dabei selbstverständlich gleichgültig.

Daß die schwedische Rasse keine ursprüngliche wildwachsende Form darstellt, läßt sich unter Berücksichtigung des Gesetzes von Delboeuf leicht beweisen<sup>2)</sup>. Die rotnervigen Typen der schwedischen Rasse sind nach Nilssons Beschreibung wenigstens nicht auffallend kräftiger als die weißnervigen, bringen aber jährlich unter ihren Nachkommen etwa zur Hälfte die letzteren hervor. Auf einem Fundort von beschränkter Ausdehnung muß also im Kampf ums Dasein und unter der Annahme, daß die gesamte Anzahl der Individuen dieselbe bleibt, die Zahl der rotnervigen Exemplare in jedem Jahre auf etwa die Hälfte zurückgebracht werden. Innerhalb kurzer Frist werden sie somit aussterben müssen. Von 1000 Exemplaren der Rasse wird z. B. nach etwa zehn Jahren kein einziges mehr rotnervig sein. Im Freien kann die Rasse sich somit nicht aufrecht erhalten. In den Gärten ist ihre Aussicht gleichfalls gering, bis ein Botaniker sie isoliert und weiter züchtet. Die rotnervige Mutation Nilssons ist somit wahrscheinlich nur wenige Jahre früher entstanden, als ihr Monograph sie entdeckte.

In meiner „Gruppenweise Artbildung“ habe ich mich bemüht zu zeigen, daß sichtbare Mutationen in manchen Fällen von unsichtbaren

---

<sup>1)</sup> New dimorphic mutants of the *Oenothera*'s. Botan. Gazette 1916.

<sup>2)</sup> J. Delboeuf, Ein auf die Umwandlungstheorie anwendbares mathematisches Gesetz, Kosmos 1877–1878, I. Jahrg., II. Bd., S. 105–127.

Siehe auch „Die Mutations-Theorie, Bd. I, S. 147–179.

begleitet sind. Die letzteren äußern sich dann bei Kreuzungen. Meine späteren Erfahrungen weisen darauf hin, daß solche latente Mutationen weit öfter vorkommen. Die Möglichkeit, daß die schwedische Mutation von solchen unsichtbaren Veränderungen begleitet war, liegt somit auf der Hand, und die Abweichungen, welche sie von dem Verhalten meiner *Lamarckiana* zeigt, finden darin wohl eine einfache Erklärung.

Hier möchte ich hervorheben, daß Nilssons Material auffallend reich an Mutationen war. Dieses stimmt mit meinen Erfahrungen überein, nach denen gerade dimorphe Mutanten ein gesteigertes Mutationsvermögen zeigen<sup>1)</sup>.

Die rotnervigen Individuen der schwedischen Mutante spalten in jeder Generation weißnervige ab, deren Nachkommen konstant sind. Hierauf gründet Nilsson die Hypothese, daß diese Spaltung dem Mendelschen Gesetze folge, und zwar der Regel für die Monohybriden. Dieses Gesetz aber fordert die Entstehung von drei Typen bei der Spaltung, deren einer rotnervig und konstant sein müßte. Nilsson hat ausgedehnte Versuche gemacht, diesen Typus zu finden, fand ihn aber weder nach Selbstbefruchtung noch in zahlreichen zweckmäßig eingeleiteten Kreuzungen. Damit ist doch wohl der Beweis geliefert, daß die Mendelsche Regel hier nicht zutrifft. Und weil dieser Fall, wie bereits von Gates hervorgehoben wurde (a. a. O., S. 79), der einzige ist, den Nilsson als Stütze für seine Mendel-Hypothese auffinden konnte, so darf somit diese „sweeping Mendelian hypothesis of mutation“, wie Gates sie (a. a. O.) nennt, als verfehlt betrachtet werden.

Zwar hilft Nilsson sich mit der beliebten Ausflucht aus, daß alles, was nach Mendel entstehen sollte, aber nicht entsteht, auch nicht existenzfähig ist. Diese Ansicht wäre aber für den vorliegenden Fall nur dann zulässig, wenn bewiesen werden könnte, weshalb konstante Rotnerven nicht bestehen können. Sie müßten doch, äußerlich und innerlich, und in allen Lebensperioden, bis auf diese Konstanz den wirklich vorhandenen Rotnerven gleich sein, und die Schwierigkeiten der Embryobildung, der Keimung und der weiteren Entwicklung ebenso gut besiegen können wie diese. Eine brauchbare Ausflucht wäre noch eine hypothetische Assoziation mit den tauben Samen, ähnlich wie Renner sie für das Unsichtbarwerden von *Laeta* und *Velutina* in der *Lamarckiana* annimmt. Man müßte dann annehmen, daß die tauben Samen alles unterdrücken, was nach Mendel entstehen sollte, aber nicht

---

<sup>1)</sup> Gruppenweise Artbildung, S. 337 und New dimorphic mutants, a. a. O.

entsteht. Anhänger einer solcher Theorie würden dann vom Studium der *O. Lamarekiana* völlig absehen müssen und die Mutationen und Spaltungen nur für Arten mit annähernd vollem Keimgehalt studieren. Auch macht Nilsson diese Annahme nicht.

Neben dem Fehlen des konstanten rotnervigen Typus zeigen auch die Zahlen Nilssons, daß es sich hier nicht um eine Mendelspaltung handeln kann. Zwar schwanken sie meistens zwischen den Verhältnissen 1:2 und 1:3, aber dieses kommt auch bei der Kreuzung *O. Lamarekiana*  $\times$  *nanella* vor, welche doch offenbar keine Mendelspaltung ist. Nilsson fand aber Verhältnisse, welche mehrfach bis 8:1 und bisweilen sogar noch weit bedeutender abweichen können. Auch dieses stimmt mit dem Verhalten von *O. Lamarekiana*  $\times$  *nanella* überein, da hier die Zwerge von etwa 22%, dem häufigsten Verhältnis, durch günstige Kulturbedingungen auf 90% hinaufgeführt werden können<sup>1)</sup>. Wendet man diese Erfahrung auf Nilssons Zahlen an, so läßt sich vermuten, daß seine abweichenden Ergebnisse auf eine ähnliche Abhängigkeit von äußeren Einflüssen hinweisen.

Es scheint mir überflüssig die zahlreichen Hilfshypothesen zu besprechen, deren Nilsson zur Beseitigung der Beweiskraft der abweichenden Tatsachen braucht (a. a. O. S. 41). Hauptsache ist, daß sämtliche von ihm angeführte Beobachtungen gegen seine eigene Ansicht sprechen. Muß somit die Mendel-Hypothese für die schwedische Mutation als unzutreffend ausgeschaltet werden, so verliert sie jeden Anhalt, da, wie bereits gesagt, dieses Beispiel das einzige angeführte ist.

Auf den angeblichen Beweis, daß die Bastardspaltungen der *Oenotheren* sich dem engen Schema des Mendelismus fügen müssen, wird gar häufig die Behauptung gegründet, daß die Mutationen gleichfalls auf Mendel-Spaltungen zurückzuführen seien. Empirische Argumente für diese Ansicht fehlen. Spekulative Berechnungen, wie viele Faktoren eine Mutation umfassen müßte, um in so geringem Prozentsatze abgespaltet zu werden, wie ihre Mutationskoeffizienten es verlangen, helfen nichts. Sie schlagen fehl an der Nichtexistenz der zahlreichen, teilweise spaltbaren Bastardtypen, welche die entsprechenden Mendel-Formeln verlangen. Weder die Behauptung, daß diese nicht existenzfähig sein sollten, noch die Meinung, daß sie sämtlich in die tauben Samen hineingehen, kann uns hier aushelfen.

---

<sup>1)</sup> Über amphikline Bastarde. Ber. d. d. bot. Ges. Bd. XXXIII, Heft 8, S. 461, 1915.

Was erforderlich ist, ist experimentell fest zu stellen, welcher Mendel-Formel eine gegebene Mutation bei ihren Kreuzungen folgt, und daraus abzuleiten, in welchem Zahlenverhältnis sie als Mutation auftreten sollte. Stimmt dann das Ergebnis stets zu dem bekannten Mutationskoeffizienten, so wäre das Mutieren als eine Mendel-Erscheinung aufzufassen. Besteht die Übereinstimmung aber auch nur in einem einzigen Falle deutlich und klar nicht, so wäre damit bewiesen, daß Mendeln und Mutieren durchaus verschiedene Vorgänge sind. Solche Untersuchungen sind aber von Nilsson nicht ausgeführt worden.

Glücklicherweise liegt aber ein Fall vor, der auf diesem rein empirischen Wege eine völlige Entscheidung bringt. Ich meine das Verhalten von *O. gigas nanella*<sup>1)</sup>. Dieser Zwerg mendelt mit seiner Stammesart, und zwar nach der Regel für die Monohybriden. Die beiden reziproken Kreuzungen liefern in der ersten Generation einförmige Bastarde von derselben Statur wie *O. gigas*. Diese spalten sich nach Selbstbefruchtung und geben in der zweiten Generation, im untersuchten Falle, 25% in ihrer Nachkommenschaft konstante Individuen von demselben Typus, 57% Bastarde, welche die Spaltung wiederholen können, und 18% Zwerge. Rückkreuzungen mit den großelterlichen Typen bestätigten die Auffassung.

Der Mutationskoeffizient, d. h. das Verhältnis, in dem *O. gigas* alljährlich ohne Kreuzung Zwerge hervorbringt, ist aber 1—2%. Er weicht somit zu weit von den Mendel-Zahlen ab, um mit diesen verwechselt zu werden. *O. gigas nanella* wird somit von *O. gigas* alljährlich nach einem anderen Gesetze als dem Mendelschen abgespalten.

Wir können aber noch einen Schritt weiter gehen. Es wird jetzt wohl allgemein angenommen, daß das Mutieren vor der Ausbildung der Eizellen und Pollenkörner stattfindet, daß diese gegebenen Falles somit bereits mutiert sind. Es hängt dann von der Befruchtung ab, ob wirklich eine Mutation sichtbar wird. Treten zwei gleichsinnig mutierte Sexualzellen zusammen, so hat man eine volle Mutation, in unserm Beispiel somit einen *Gigas*-Zwerg. Trifft aber eine in *Nanella* mutierte Zelle mit einer nicht mutierten zusammen, so muß ein Bastardmutant entstehen, welcher sich in diesem Falle verhält wie ein Mendelscher Bastard. Er muß die Merkmale des dominanten Typus führen und sich in seiner Nachkommenschaft in der bekannten Weise spalten. Solche

<sup>1)</sup> *Oenothera gigas nanella*, a Mendelian mutant. Bot. Gaz. Vol. LX, No. 5, S. 337—345, Nov. 1915.



Bastardmutanten sind in unserm Beispiel äußerlich nicht von der reinen *Gigas* zu unterscheiden, geben aber aus ihren Samen etwa 25% Zwerge. Sie sind von Schouten, Gates und mir selbst mehrfach gefunden worden. Sie müssen ja auch viel häufiger sein als Zwerge.

In den Kulturen von reinen Linien von *O. gigas* ist somit das Mutieren in Zwerge die Bedingung, das Mendeln zeigt sich erst an den mutierten Sexualzellen und Individuen. Genau so ist in anderen Fällen das Mutieren der erste Vorgang, welchen Gesetzen die Mutanten bei ihren Kreuzungen folgen werden, muß aber für jedes einzelne Beispiel experimentell ermittelt werden.

Mit anderen Worten können wir für unser Beispiel das Folgende sagen. *O. gigas nanella* ergibt sich experimentell als monohybrid, während sie im System der Hypothesen Nilssons ein polyhybrid sein müßte, und zwar ein tetramerer Bastard. Denn ihr Mutationskoeffizient ist 1—2%, und um einen solchen zu erklären muß Nilsson eine tetramere Spaltung annehmen. Die Anwendung der Mendelschen Regel auf die *Oenotheren* bedarf dann der weiteren Annahme, daß von den 256 möglichen Kombinationen 175 nicht realisierbar sind (a. a. O. S. 104), während von den 81 entwicklungsfähigen nur zwei, der Typus und der Mutant, faktisch beobachtet werden können. Mir scheint es einfacher, auf eine so komplizierte Hypothese zu verzichten.

Wir folgern also, im Gegensatz zu Nilsson (a. a. O. S. 49), daß die Spaltungsverhältnisse der Rotnervigkeit keinen Fall von Mutabilität demonstrieren, ebenso wenig wie dieses je für *O. scintillans* und andere dimorphe, d. h. spaltende, Mutanten angenommen worden ist. Die fragliche Spaltung folgt dem Mendelschen Gesetze nicht, denn dieses fordert teils andere und zwar konstante Zahlenverhältnisse, teils das Auftreten von drei Typen. Von diesen fehlt aber der eine stets, ohne daß es möglich wäre dafür einen stichhaltigen Grund anzuführen.

Zum Schlusse wiederhole ich nochmals, daß das Studium der *Oenothera Lamarckiana* das Aufstellen der Theorie der Mutation nicht veranlaßt hat<sup>1)</sup>. Es ist jüngeren Datums und stellt nur einen Versuch dar, die Entstehung von Arten im Freien dem Experimente zugänglich zu machen.

---

<sup>1)</sup> The principles of the theory of mutation. Science N. S. Vol. XI, No. 1020, S. 77—84, Juli 1914.

## Zusammenfassung.

1. Der Keimgehalt der Samen wurde in Proben von je 200 Stück, nach von mir selbst vorgenommener künstlicher Selbstbefruchtung oder Kreuzung, durch Ankeimen im Keimschrank bei etwa 30° C und nachheriges Öffnen der übrig gebliebenen Körner für die folgenden Gruppen untersucht:

- a) Wildwachsende Arten.
- b) Die gekreuzten Samen und die Bastarde dieser Arten.
- c) *Oenothera Lamarckiana* Ser.
- d) Die Mutanten dieser Spezies.
- e) Die gekreuzten Samen und die Bastarde dieser Spezies.
- f) *Oenothera suaveolens* Desf.

Die Samen sind teils den älteren Ernten entnommen, in 1914 und 1915 aber auf besonders zu diesem Zweck kultivierten und behandelten Individuen gewonnen worden.

2. Die bis jetzt untersuchten Arten von *Oenothera* haben, mit Ausnahme von *O. Lamarckiana* Ser. und *O. suaveolens* Desf. einen annähernd vollen Keimgehalt in ihren Samen. Ihre keimhaltigen Samen betragen meist 80—95% der ganzen Ernte. In den übrigen sind die Keime auf verschiedenen Stadien der Entwicklung abgestorben.

3. Der Gehalt an Keimen ist um so höher, je günstiger die Lebensbedingungen der betreffenden Pflanzen sind. Abgesehen vom Klima sind dabei namentlich frühes Auspflanzen und anhaltendes Begießen zur Zeit der Bewurzelung wichtige Faktoren.

4. *O. Lamarckiana* und *O. suaveolens* haben weniger als den halben Keimgehalt. Unter günstigen Bedingungen nähert sich dieser Wert an 50% ebenso, wie er bei den anderen Arten sich an 100% nähert.

5. In Verbindung mit den Untersuchungen Renners ist das Fehlschlagen von etwa der Hälfte der Samen bei diesen beiden Arten als eine erbliche Eigenschaft zu betrachten, als deren Ursache man einen semiletalen Faktor annehmen kann.

6. Diese semiletale Eigenschaft der beiden Arten mit annähernd halbem Keimgehalt verhält sich bei Kreuzungen mit anderen Arten als rezessiv. Auch in der zweiten Generation ist sie in den beschriebenen Versuchen nicht wieder sichtbar geworden.

7. Auch bei Kreuzungen zwischen *O. Lamarckiana* und *O. suaveolens* tritt der hohe Keimgehalt von etwa 80—95% auf.

8. Unter den Mutanten von *O. Lamarckiana* haben einige den halben Keimgehalt der Mutterart beibehalten, während andere zum vollen Keimgehalt der älteren Arten zurückgekehrt sind. Zum ersteren Typus gehören z. B. *O. lata* und *O. scintillans*, zum zweiten *O. gigas*, *O. rubrinervis* u. a.

9. Mutierende Arten haben bisweilen einen annähernd vollen, in anderen Fällen aber einen annähernd halben Keimgehalt. Zur letzteren Gruppe gehören *O. Lamarckiana* und *O. suaveolens*, zur ersteren aber *O. biennis*, *O. biennis Chicago* und *O. grandiflora*.

10. Die Spaltung in *Laeta* und *Velutina* kommt sowohl bei *O. Lamarckiana* mit halbem Keimgehalt als bei *O. grandiflora* mit annähernd vollem Keimgehalt vor. Dasselbe gilt von den Zwillingen *Densa* und *Laxa*.

11. Die Kreuzung *O. Lamarckiana*  $\times$  *biennis*, welche einförmige Bastarde liefert, gibt Samen mit annähernd vollem Keimgehalt. Die Samen der Bastarde aber haben einen durch ihre individuelle Schwäche stark herabgesetzten Keimgehalt. Ebenso verhalten sich *O. suaveolens*  $\times$  *biennis* und *O. grandiflora*  $\times$  *biennis*.

12. Weder das Mutieren, noch die Spaltungserscheinungen in der ersten Generation nach Kreuzungen stehen somit in ursächlicher Verbindung mit dem semiletalen Faktor. Die Mutanten mit hohem Keimgehalt, welche selbst entweder mutieren (z. B. *O. gigas*), oder in *Laeta* und *Velutina* gespalten werden können (z. B. *O. rubrinervis*), bestätigen diese Folgerung.

13. Die Ausführungen Renners über eine hypothetische Bastardnatur von *O. Lamarckiana*, nach denen diese Pflanze ein Bastard zwischen zwei nichtexistenzfähigen Vorfahren sein sollte, beziehen sich nur auf diese Art. Durch die Berücksichtigung anderer Arten sowie einiger wichtigen Mutanten werden sie in einfacher Weise widerlegt.

14. Die von Heribert Nilsson kultivierte Pflanze ist nicht die *O. Lamarckiana*, sondern eine Gartenmutation dieser Art. Sie spaltet sich in ähnlicher Weise wie *O. scintillans*, *O. cana* und andere dimorphe Mutanten, und kann nach dem Gesetze von Delboeuf im Freien nicht bleibend bestehen. Vermutlich weicht sie auch durch den Besitz sekundärer latenter Mutationen von *O. Lamarckiana* ab. Die mit ihr

erzielten Resultate lassen sich somit nicht ohne weiteres auf die Mutterart übertragen.

13. Der Versuch, die Spaltungserscheinungen bei *Oenothera Lamarckiana* auf das Mendelsche Gesetz zurückzuführen, scheitert an den Erfahrungen, welche in den letzten Jahren mit anderen Arten dieser Gattung gemacht worden sind. Er bedarf stets neuer Hilfhypothesen, welche sich dann aber bald als nicht stichhaltig herausstellen. Die Spaltungsvorgänge bei den Oenotheren umfassen ein viel ausgedehnteres Gebiet als der Mendelismus, und sollten von diesem Gesichtspunkte aus studiert werden.

---

# Digitalisstudien I.

Von Gertraud Haase-Bessell, Dresden.

Mit 6 Textfiguren und 4 Tafeln.

(Eingegangen am 14. Januar 1916.)

Es ist heute wohl eine allgemein anerkannte Ansicht, daß die Vererbungslehre zu ihrer Vertiefung in der nächsten Zeit der systematischen Durchforschung möglichst vieler zusammenhängender Gruppen von Pflanzen und Tieren bedarf. Bekanntlich ist Baur's Analyse von *Antirrhinum majus* in dieser Richtung vorbildlich geworden und eine Reihe von Forschern ist besonders damit beschäftigt, dieselbe Arbeit bei unseren wichtigsten Kulturpflanzen zu leisten. Solche umfassende Aufgaben sind in ihrem vollen Umfange nur von dem zu lösen, der über die Mittel eines Instituts verfügt. Der Privatmann muß die Grenzen enger stecken und sich damit begnügen, eine möglichst umfassende Kenntnis einer kleinen Gattung oder Art zu erwerben, um auch hier allgemeine Erfahrungen auf ihre Gesetzmäßigkeit zu prüfen, Zusammenhänge herauszufinden, der Systematik gesicherte Grundlagen zu schaffen und durch zytologische Arbeiten die Begleiterscheinungen in dieser Richtung festzustellen.

Ich arbeite seit einigen Jahren mit der Gattung *Digitalis*. Die ersten Resultate der hybridologischen Analyse werden bei den zwei- bis dreijährigen Pflanzen naturgemäß noch einige Jahre auf sich warten lassen. Ich stelle darum die Lösung einer Nebenaufgabe als Anfang.

## 1. Der Bastard *Digitalis purpurea* $\times$ *Digitalis lutea* und *Dig. lutea* $\times$ *Dig. purpurea*.

Ehe die hybridologische Analyse verschiedener mehr oder minder polymorpher *Digitalis*-Arten bis zu einem gewissen Grade fortgeschritten ist, halte ich es nicht für zweckmäßig, Spezieskreuzungen vorzunehmen.

Eine Ausnahme machte ich mit der Kreuzung zwischen den Arten *Digitalis purpurea* und *Digitalis lutea*. Ich stellte den Bastard her, erstens um den Habitus des Mischlings kennen zu lernen, zweitens und hauptsächlich, um den Ursachen seiner Unfruchtbarkeit, anders ausgedrückt, den zytologischen Begleiterscheinungen dieser Unfruchtbarkeit nachzugehen.

Der Bastard *Digitalis purpurea-lutea* ist seit langem als unfruchtbar bekannt. Schon Charles Naudin, der ihn in den 60iger Jahren im Pariser Museumgarten vorfand, beschreibt ihn als ebenso steril in den Staubgefäßen wie im Ovarium, und neuerdings bestätigt Baur diese Erscheinung in seiner „Einführung“. Naudin kannte den Bastard in zwei Formen: eine, deren Blüten zart gelb, eine andere, bei welcher dieses zarte Gelb mit Rosa überhaucht war. Beide beschreibt er als sonst ganz ähnlich der *lutea*-Mutter und führt den Unterschied in der Blütenfarbe darauf zurück, daß die *purpurea*-Väter verschiedenen Kleinarten angehört haben mögen, deren eine rote, deren andere weiße Blüten hatten. Die Blüte des *purpurea-lutea*-Bastards, die Baur abbildet, ist von der gelbbrosa Form.

Die Stammeltern meiner Bastardpflanzen wurden aus Samen gezogen, welche 1911 von C. W. Schmiedt in Erfurt bezogen waren. Von *Dig. purp.* hatte ich teils Samen der Großart, teils solchen der gärtnerischen Rasse *Dig. purp. gloxiniaeflora*, die aber als keine Kleinart zu betrachten ist, sondern als eine Population, in welcher die großblumigen, weitbauchigen, schön gepunkteten Individuen überwiegen. Die Pflanzen stimmten genau mit der Allgemeindiagnose von *Dig. purp.* überein (Reichenbach). Sie wurden in sandigem, gut gedüngtem Boden gezogen, bekamen reichlich Wasser und entwickelten sich trotz des ziemlich engen Standes in dem günstigen Sommer 1912 so gut, daß einzelne Individuen die Höhe von 2 $\frac{1}{2}$  m erreichten. *Dig. purpurea* gilt allgemein als eine zweijährige Pflanze. Dies ist aber nicht genau. Gärtnerisch wird sie allerdings zweijährig gezogen. Bei zeitiger Aussaat und nur etwas Pflege blüht sie beinahe immer im zweiten Sommer. Viel kräftiger und die Eigenart der Kleinarten ausgeprägter zeigend sind die dreijährigen Pflanzen, die man durch späte Aussaat leicht erhält. Diese Kultur entspricht den Verhältnissen in der Natur. Der Same von *Dig. purp.* reift im August. Er keimt nach dem nächsten Regen. Die daraus entstehenden Rosetten werden erst im zweiten Sommer darnach blühreif. Ausnahmen mögen solche Pflanzen machen, die in unmittelbarer Nähe von Wasser stehen. *Dig. purp.* liebt solche Stellen,

kann sich dort aber nur schwer gegen andere Pflanzen halten, offenbar wegen ihres flachausgebreiteten Wurzelsystems. Dieses befähigt sie andererseits, sich an ziemlich trockenen Plätzen zu halten, weshalb man



Fig. 1. Habitusbild der *Digitalis purpurea*.

sie hauptsächlich an Stellen wie Waldblößen findet, wo nach Kahlschlag eine weitgehende Besiedelung durch andere Pflanzen noch nicht erfolgt ist. An solchen trocknen Stellen stirbt die Pflanze nach der Frucht-

reife ab. An günstigen Stellen, im Garten fast immer, treibt die Pflanze noch während der Samenreife Wurzelknospen, aus denen sich bald Rosetten bilden. *Dig. purp.* ist also unter die ausdauernden Kräuter zu rechnen. (Interessant ist, daß De Candolle hinter *Dig. purp.* das 4 Zeichen mit dem Fragezeichen setzt.) Fig. 1 bringt ein Habitusbild der Pflanze zum Vergleich mit *Dig. lutea*, die ein echter Halbstrauch ist. Fig. 2 zeigt zwei fünfjährige Pflanzen von ihr, leider infolge des für die Aufnahme ungünstigen Standortes ziemlich unscharf. Immerhin wird man den strauchigen Charakter der Pflanzen erkennen können. Sie stammen aus den 1911 gesäten Samen. Ihre Höhe ist ungefähr  $\frac{3}{4}$  Meter. Auch diese Pflanzen stimmten mit der Diagnose genau überein. Nur zu einem Punkte möchte ich etwas erwähnen. *Dig. lutea* wird (Wettstein) zu den *Digitalis*-Arten gezählt, deren Blüten nicht bauchig ausgebildet sind. Man findet aber sehr wohl bauchig ausgebildete Glocken. Das Minusmerkmal ist ein relatives. Im Gegensatz dazu besitzt *Dig. purp.* Kleinarten, deren Blüten kaum bauchig genannt werden dürfen. Von den 1912 blühenden Elternpflanzen wurden Anfang Juli je zwei Pflanzen kastriert, in Pergamentdüten eingebunden und die reifenden Stempel in der nächsten Woche reziprok mit den Pollen von *Dig. purp.* und *Dig. lutea* belegt. In diesem Jahre blühte meine erste *Digitalis*-Generation. Ich hatte also noch keine rein gezogenen Pflanzen bekannter Herkunft zur Verfügung. Die Samen reiften gut aus, wurden nach Pflanzen getrennt gesammelt, Anfang Mai 1913 in Samenschalen ausgelegt, die Sämlinge in Töpfe pickiert und Anfang Juli ins freie Land gepflanzt. Die meisten Pflanzen blühten schon im nächsten Jahr, alle 1915.

Ich bespreche zuerst die gemeinsamen Merkmale der Bastarde und deren Verhältnis zu den Eltern.

Alle Bastarde erben den Halbstrauchcharakter des *lutea*-Elters. Nur in der reichlichen Verzweigung war der *purpurea*-Einfluß zu bemerken (Fig. 3 und 4). In der Höhe erreicht der Bastard oft mit  $1\frac{1}{2}$  m die mittlere Höhe der *purpurea*. Kräftige Sträucher von *lutea* sind ungefähr  $\frac{3}{4}$  m hoch. Die Blätter von *Dig. purp.* sind spitz gekerbt und wollig behaart, die von *Dig. lutea* schmaler. Sie zeigen einen entfernt gesägten Rand und sind unbehaart. Das Bastardblatt zeigt die *lutea*-Form etwas breiter und weniger zugespitzt, den gesägten Rand der *lutea* und die Behaarung der *purpurea* (Fig. 5). Die Kelchblätter der *Dig. purp.* sind spitzeiförmig, am Rande mit mehrzelligen langen Haaren und 9—12 Drüsenhaaren auf 625 Mikra besetzt. Der Rand ist glatt.



*Lutea* besitzt lanzettlich spitze Kelchblätter, deren Randepidermis zu Palpillen vorgewölbt ist und drei Drüsenhaare auf 625 Mikra zeigt. Beim Bastard dominiert der glatte Rand der *purp.* Die Zahl der Drüsenhaare steht mit 5—9 in der Mitte. Mehrzellige Haare fehlen.

Die Größe der Blüte vom Kelchgrund bis zum längsten Unterlippenlappen beträgt bei *Dig. p.* 50—65, bei *Dig. l.* 19—24, beim Bastard



Fig. 2. Habitusbild der *Digitalis lutea*.

24—35 mm. Die Blumenblattepidermis ist bei *lutea* zu größeren Palpillen vorgewölbt als bei *purpurea*. Der Bastard zeigt die größere Form.

Wie schon oben bemerkt, gibt es bei *Dig. purp.* Kleinarten, deren Blüten wenig oder gar nicht ausgebildet sind, während umgekehrt die meisten Blüten von *lutea* wohl bauchig genannt werden können. Die tubenförmigen *purpurea*-Blüten haben eine relativ lange (bis zu einem Fünftel der Röhrenlänge), zugespitzte Unterlippe, während diese bei den stark bauchigen Formen meist abgerundet und kurz ist (*gloxinaeflora*-

form). Die Oberlippe ist nur ausgerandet, bei *lutea* immer zweispaltig und häufig zeigen bei dieser auch Unterlippe und Seitenlappen eine Dreiteilung. Ihre Seitenlappen sind immer spitz, die Unterlippe bis zu einem Drittel der Röhre lang, sich zuspitzend, doch gibt es auch hier gemilderte Formen.

Der Bastard zeigte, wie zu erwarten war, im allgemeinen bauchige Blüten (Fig. 5), doch dominiert die Tubenform der *purp.*, wenn sie ein-

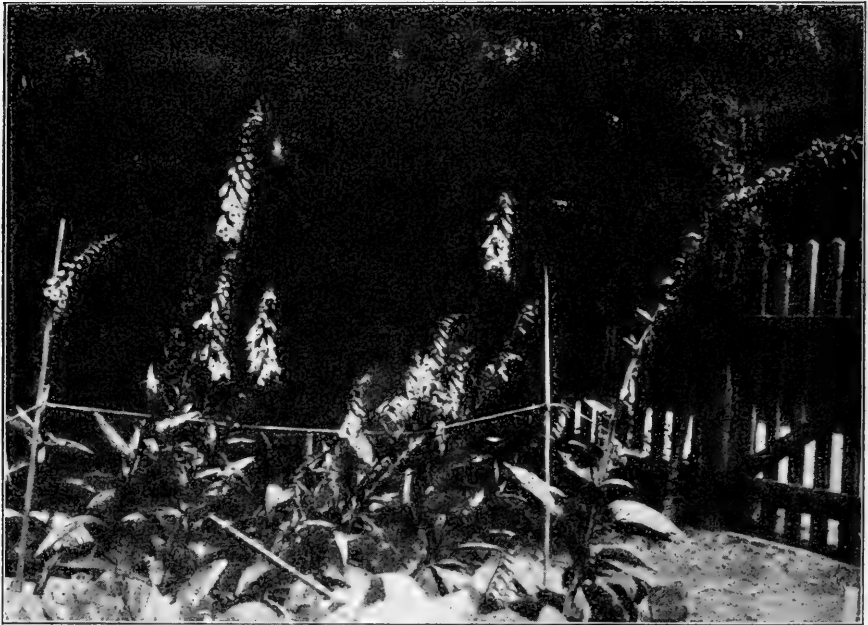


Fig. 3. *Digitalis purpurea-lutea*. Habitusbild.

geführt wird (Fig. 4 links, Fig. 5 bei +). Die Seitenlappen sind immer spitz und zeigen manchmal Spaltungen. Auch mit der langen ( $\frac{1}{3}$  der Röhre) Unterlippe setzt sich *lutea* durch. Doch ist die Form abgerundeter als bei *lutea* im Mittel, zeigt also *purpurea*-Einfluß, ebenso wie die Oberlippe, die nur ausgerandet ist.

Ich komme zu der Blütenfarbe und den Saftmalen.

*Dig. l.* zeigt eine zartgelbe Blütenfarbe und keine Saftmale. *Dig. p.* kommt vor mit roten, rosaen, weißen und, allerdings sehr selten, auch mit gelben Blüten. Die roten und rosaen Blüten zeigen immer

rote Saftmale, die weißen teils braune, teils rote. Es gibt weiße Rassen, bei welchen die braunen Male fast völlig verschwunden sind, doch kann man bei genauer Inspektion immer noch einzelne bei einzelnen Blüten



Fig. 4. *Digitalis lutea-purpurea*. Habitusbild.

finden. Die weißen Blüten mit den roten Saftmalen dominieren über die mit braunen. Keeble, Pellew und Jones nehmen an, daß diese dominant weißen Blüten Farbfaktoren besitzen, diese aber wegen der Gegenwart eines Hemmungsfaktors nicht zur Wirkung gelangen. Sie vergleichen diese weißen Pflanzen daher mit der dominant weißen Rasse

von *Primula sinensis*. Die drei englischen Autoren stützen ihre Behauptung auf die  $F_1$  von nur 5 Pflanzen, von je 5—22 Individuen. Darunter war nur eine einzige rote, von deren 22 Kindern 5 weiß mit braunen Flecken, 6 rosa und 11 rot waren. Von meinen Zuchten liegt auch erst die  $F_1$  vor. Sie ist an Zahl der Zahl und Umfang der Familien allerdings bedeutend größer, doch warte ich natürlich die  $F_2$  ab, um Schlüsse über die Konstitution der *Dig. p.* zu ziehen. Immerhin zeigte mir meine  $F_1$  daß die Verhältnisse nicht so liegen können, wie die drei englischen Forscher annehmen. Von meinen 9 roten Stammpflanzen brachten 2 in ihrer Nachkommenschaft weiße Pflanzen mit roten Malen. Nach diesem Resultat kann man wohl die Hypothese von dem Farbhemmungsfaktor in diesem Falle beiseite lassen.

Von der gelben *Dig. purp.* stand mir nur Pollen zur Verfügung, da die Pflanzen nicht in meinen Kulturen auftraten. Es wurden damit rote, rosae und weiße Pflanzen mit roten Saftmalen belegt. (Die Pflanzen blühten in dem ungünstigen Jahr 1913 sehr spät, so daß ich nur noch wenige blühende Pflanzen zur Verfügung hatte, darunter keine weiße mit braunen Saftmalen. Die gelben Pflanzen zeigten auch braune Male.) Die  $F_1$  hat diesen Sommer geblüht. Sie zeigte nie das Gelb des Vaters, brachte auch nie weiße Blüten mit roten Malen.

Was uns hier interessiert, kann man also so zusammenfassen: Bei *Dig. purp.* dominiert die weiße Blütenfarbe über die gelbe, die rote über die weiße. Die roten Saftmale sind bei roten, rosaen und weißen Pflanzen dominant über die braunen, die gelbe Blütenfarbe hemmt die Dominanz der roten Male bei den weißen Blüten.

Meine vier Bastardfamilien verhielten sich inbezug auf die Farbe wie folgt.

- Nr. 63. *Dig. lutea*  $\times$  *Dig. purp.* weiß mit roten Flecken. Mehrere Väter. Die drei Kinder gelb mit roten Malen.
- Nr. 74. *Dig. lutea*  $\times$  *Dig. purp.* Väter verschiedener Farbe. Die 10 Kinder (Fig. 4) zeigten Blüten: 1. gelb ohne Male; 2. innen gelb, außen rosa, rote Male; 3. innen und außen rosa, rote Male.
- Nr. 90. *Dig. purp. rosa*  $\times$  *Dig. lutea*. Kinder 4 (Fig. 3): 1. gelb mit roten Malen; 2. innen gelb, außen rosa, rote Male; 3. innen gelb, nur Rücken rosa, rote Male.
- No. 66. *Dig. purp. rot*  $\times$  *Dig. lutea*. Kinder alle innen hellgelb, außen mit rotem Schein. Vier zeigen spärliche rote Male, zwei nicht.

Da ich, wie schon erwähnt, mit unreinem Material arbeiten mußte, möchte ich mich über die Dominanz der Blütenfarben des Bastards sehr vorsichtig äußern. Sicher ist, daß bei den Mischlingen die gelbe Blütenfarbe über die weiße dominiert, während sich dieses bei *purp.* umgekehrt verhält. Man kann vermuten, daß die gelbe Blütenfarbe von *Dig. lutea* (Luteolin?) und die von *Dig. purp.* nicht dieselbe Konstitution besitzen. Das Rot der *purp.* ist dominant über das Gelb der *lutea*.



Fig. 5. Von links nach rechts: *Digitalis purpurea*; *Digitalis purpurea-lutea*; *Digitalis lutea-purpurea*; *Digitalis lutea*. Bei + Blüten einer *lutea-purpurea* mit Tubenform.

Die roten Saftmale dominieren im allgemeinen. In der Familie 66 wurden mit dem *purpurea*-Vater rote Saftmale eingeführt. Von den Kindern zeigten sie zwei also nicht. Da sie aber auch bei den vier Geschwistern nur spärlich ausgebildet waren, ist es wohl möglich, daß hier nur eine Minusmodifikation vorliegt. Allerdings ist die *purpurea-lutea*-Blüte, die Baur in seiner „Einführung“ abbildet, auch ohne Saftmale gezeichnet, während doch die rötliche Farbe zeigt, daß das rote Saftmal mit der Mutter eingeführt wurde, da ja bei *Dig. purp.* die rote

Farbe immer mit den roten Saftmalen gemeinsam auftritt. Die genaue Analyse der *Dig. purp.* wird hoffentlich auch Licht auf die Verhältnisse des Bastards werfen.

Ich versuchte zunächst die Bastarde unter Pergamentdüten künstlich zu bestäuben. Da damit kein Erfolg zu erzielen war, überließ ich sie der freien Bestäubung. Die Hummeln besuchten die Blüten fleißig und da sich große Beete mit beiden Elterarten in unmittelbarer Nähe befanden, war auch reichlich Gelegenheit, daß Pollen von *Dig. purp.* und *Dig. lutea* auf die Narben kam. Die Fruchtknoten schwellen in der Tat an. Sie zeigten die bauchige Kapselform der *purpurea*, verholzten nicht, wie die Früchte der *lutea*. Sie wurden bald runzlich und öffnete man sie, so zeigte es sich, daß die Samenanlagen den Zwischenraum zwischen Plazenta und Kapselwand nur zu einem Drittel ausfüllten. Nach einigen Wochen waren alle vertrocknet, ein reifes Samenkorn ließ sich trotz sorgfältigster Inspektion nicht finden. Die Größe der Samenanlagen in den Früchten war immerhin ein mehrfaches größer als in den Blüten. Es hatte also ein nachträgliches Wachstum stattgefunden, obgleich, wie weiter unten ausgeführt werden wird, Embryosäcke und Pollen nie befruchtungsfähig sind. Es ist möglich, daß die auf die Narben gebrachten Pollen der Elternarten Fruchtknoten und Samenanlagen zu der Schwellung reizten.

Ich fasse zusammen: Die Bastarde *Dig. purpurea-lutea* und *Dig. lutea-purpurea* zeigen gleichen Habitus. *Dig. lutea* dominiert in Wuchsform, Blattform (unvollkommen), Blattrand, Kelchblattform, Blumenblattpalpillen und der gelben Blütenfarbe. *Dig. purp.* setzt sich durch bei Blattbehaarung, Kelchblattrand, Verzweigung, roter Blütenfarbe, roten Saftmalen und Kapselform. Höhe, Blütengröße und Zahl der Drüsenhaare an den Kelchblättern sind intermediär; die Blütenform eine Mosaik.

*Dig. purp.* und *Dig. lutea* haben ungefähr dasselbe Verbreitungsgebiet mit dem Schwerpunkt in Westeuropa. Die Bastardierung in der Natur liegt also im Bereiche der Möglichkeit. In den Floren wird *Dig. purpurascens* Roth öfter als ein solcher Mischling beargwöhnt. Doch weichen meine Bastarde von den Bildern, wie sie z. B. die beiden Reichenbach geben, sehr ab. So in Blättern und Blütenform. Möglicherweise verbirgt sich unter *Dig. media* Roth und *Dig. lutea* Lindley  $\gamma$  und  $\delta$ , Formen, die Reichenbach zusammenzieht, unser Bastard Lindley bestätigt von *Dig. lutea*  $\gamma$  ausdrücklich die Unfruchtbarkeit. Doch gibt es zwischen dieser Form und der meinen auch Differenzpunkte, wie Höhe der Pflanzen, Größe der Blüten, Lippenform, die

allerdings auf Einführung verschiedener Kleinarten beruhen können. Es wird nötig sein, erst die Resultate zwischen weiteren *Digitalis*-Spezieskreuzungen abzuwarten, ehe es möglich ist, die Synonyme richtig zu stellen.

Das Material für die zytologischen Arbeiten wurde im Juli 1914 nachts in Flemming und Sublimatalkohol eingelegt. Es erwies sich als vorteilhaft, die Traubenspitzen zusammenzulassen, um nach dem Alter geordnete Schnittserien der jüngeren Stadien zu bekommen. Bei den älteren Knospen und Blüten wurden Antheren und Fruchtknoten gesondert behandelt, zwecks besserer Fixierung und Einbettung. Die Schnitte waren 5—10 Mikra dick. Gefärbt wurde mit Eisenhämatoxylin. Ich untersuchte Pflanzen von *Dig. purpurea* und *lutea* sowie drei ihrer Bastarde: 1. eine Pflanze der Familie 90, die die vorhin als dominierend erwähnten *purpurea*-Merkmale am ausgeprägtesten trug (Pflanze II); 2. ein anderes Individuum derselben Familie (Pflanze I); 3. einen *lutea-purpurea*-Bastard aus der Familie 74 (Pflanze III).

Die Sporenbildung bei *Dig. purpurea* und *lutea* geschieht durchaus normal. Die Synapsis ist schön ausgebildet, die Doppelfäden des Spirems sehr gut erkennbar (Tafel 1 A). Außerordentlich deutlich sieht man bei beiden Arten die Konjugation der Chromosomen: In der Diakinese zeigen die Chromosomen immer Semmelform und sind in reduzierter Zahl vorhanden. Bei *Dig. purp.* sah ich einigemale Tetraden. Die Hohlkugelgestalt des Diakinesenkerns macht die zeichnerische und photographische Wiedergabe der Doppelchromosomen sehr schwierig. D. (Tafel 1) zeigt sie infolge der starken Vergrößerung ( $1500 \times 3$ ) in Verkürzung, weswegen ihre semmelförmige Gestalt nur undeutlich hervortritt. Auf die linke Zelle ist hoch eingestellt, so daß nur die beiden im obersten Abschnitt liegenden Doppelchromosomen sichtbar sind. Die rechte Zelle ist gequetscht und so ihre Elemente der Photographie leichter zugänglich. Die in „D.“ getroffene Kernebene zeigt 12 Doppelchromosomen; in den Nachbarebenen ließen sich 12 weitere feststellen. Nach vielen vergleichenden Zählungen ist die haploide Chromosomenzahl bei *Dig. purp.* 24, bei *Dig. lutea* 48. Die diploiden Zahlen 48 und 96 wurden auch konstatiert. Tafel 1 B zeigt eine diploide Kernplatte aus einer Samenanlage von *Dig. lutea*. Die 96 Chromosomen lassen sich im Präparat allerdings leichter auszählen als in der Photographie. Die Chromosomen der *Dig. lutea* sind bedeutend

kleiner (ungefähr die Hälfte!) als die der *Dig. purpurea*. Die weiteren Schritte der heterotypischen Teilung vollziehen sich bei *Dig. purp.* und *Dig. lutea* ganz nach der Regel.

Bei der Beschreibung der Gametogenese der Bastarde werde ich die reziproken Mischlinge zusammen behandeln. Die Störungen sind im Prinzip genau dieselben, nur treten bei *lutea-purpurea* die stärkeren Grade etwas häufiger auf als bei *purpurea-lutea*, ohne aber die Variationsbreite zu durchbrechen.

Die Sporenurmutterzellen sind normal. Ein einzigesmal sah ich eine Pollenurmutterzelle in Kernteilung, bei welcher das Auseinanderweichen der Chromosomen unregelmäßig geschah (Tafel 2, Fig. 1).

Die Embryosackmutterzelle beginnt sich zu strecken, wenn die Samenanlage ungefähr die Länge von 60 Mikra erreicht hat. (Die Maße gelten immer vom Krümmungsscheitel bis zur Mikropyle.) Bei 75 Mikra tritt der Kern in Synapsis, was ungefähr mit den Verhältnissen bei den Elternarten übereinstimmt. So zeigt *Dig. lutea* bei einer Samenanlagenlänge von 75 Mikra durchweg Embryosackmutterzellkerne in Synapsis, welche sich bei zirka 90 Mikra auflockert und schnell in das Spirem übergeht. Beim Bastard tritt eine auffällige Verzögerung in der Entwicklung ein. Die Embryosackmutterzellkerne verharren auffällig lange in der Synapsis. Individuelle Unterschiede machen sich stark geltend, doch sieht man hier die Auflöckerung der Synapsis nie, ehe die Samenanlage eine Länge von 150 Mikra erreicht hat. Fig. 2, 3 und 4 zeigen Embryosackmutterzellen mit Kernen in der Synapsis, die aus Samenanlagen von 100, 160 und 190 Mikra stammen. Bei 160 Mikra kann man schon Spireme sehen (Taf. 2, Fig. 6); doch finden sich noch bei 250 Mikra Kerne im Bouquet (Fig. 5). In den Spiremkernen lassen sich parallel gelagerte Fäden nachweisen (Taf. 2, Fig. 6). Über das Spiremstadium kommen die meisten Embryosackmutterzellen nicht hinaus. Nur wenige schreiten zur Diakinese, wobei eine Konjugation der Chromosomen unterbleibt. Taf. 2, Fig. 7 zeigt eine beginnende, Taf. 1, Fig. C eine vollendete Diakinese. Damit scheint die Entwicklungsenergie der Embryosackmutterzellen erschöpft zu sein. In meinem großen Material sah ich nur in zwei Fällen Zellteilung eintreten (Taf. 2, Fig. 8 und 9). Die Teilstücke waren dabei unregelmäßig und von ungleicher Größe; auch die Kerne offenbar ungleichwertig und in Degeneration begriffen, wenn sie überhaupt je normal gewesen waren. Das Plasma der Embryosackmutterzellen machte einen durchaus dichten gesunden Eindruck. Die Zellen der Samenanlagen selbst schienen etwas plasmaarm.



Auch das Plasma der Pollenmutterzellen sah dicht und gesund aus. Die Synapsis scheint im allgemeinen regelmäßig zu verlaufen (Fig. 10 und 11), doch machen sich wohl schon hier unter Umständen Disharmonien geltend. So zeigt Taf. 2, Fig. 12 zwei Knäuel und in Fig. 13 ist nicht das ganze Kernchromatin in das Kneul einbezogen. Eine reinliche Entmischung von väterlichem und mütterlichem Chromatin möchte ich dabei aber nicht annehmen, sondern nur eine Störung allgemeiner Art des uns ja unbekannten Mechanismus der Synapsis. In den frühen Spiremen lassen sich meist noch parallel verlaufende Fäden nachweisen (Fig. 14). Je mehr sich ein Kern der Diakinese nähert, je seltener ist das der Fall, und auf dem Höhepunkt der Diakinese liegen sämtliche Chromosomen unkonjugiert nebeneinander. Taf. 1, E und Taf. 3, Fig. 15, zeigen solche Kerne. Taf. 3, Fig. 15 wurde nach einer gequetschten Zelle gezeichnet, worinnen die Chromosomen in eine Ebene gedrückt waren. Die Zahl 72 ließ sich hier besonders deutlich feststellen<sup>1)</sup>, ebenso die Größenunterschiede der Chromosomen. Diese zeigten sich auch deutlich bei den Chromosomen der Fig. 16—19. Es handelt sich hier um Pollenmutterzellen der *Dig. purpurea-lutea*-Pflanze I. Die dargestellten Diakinesen fanden sich nur in wenigen Antheren, dort aber ziemlich durchgängig. Es ist nicht ausgeschlossen, daß es sich um noch nicht beendigte Diakinesen handelt, doch halte ich das in Anbetracht der Fig. 19, Taf. 3 für wenig wahrscheinlich.

Die Chromosomen der Bastarde zeigen also im Spirem eine nachlassende Anziehungskraft und konjugieren in der Diakinese nie. Ihre Zahl entspricht der addierten haploiden der Elternarten. Sie zeigen nie die den konjugierenden Chromosomen charakteristische Semmelform und sind von zweierlei Größe, entsprechend der Chromosomengröße der Elternarten. Im allgemeinen ordnen sie sich zu einer regelmäßigen Hohlkugel, doch gibt es Antheren, deren Pollenmutterzellen auch hier Störungen aufweisen.

Bekanntlich wird bei den Pollenmutterzellen im Verlauf der ersten Reifeteilung eine Kernspindel angelegt, die zunächst mehrpolig auftritt, sich aber allmählich zweipolig gestaltet, worauf dann die Doppelchromosomen zu einer äquatorialen Kernplatte angeordnet werden. Dieser Verlauf ist bei den Bastarden gestört. In meinem Material sah ich nie eine normale Reduktionsspindel. Der Grund ist der, daß die Kernspindel multipolar bleibt, allerdings mit der Tendenz zwei Pole zu be-

<sup>1)</sup> Sie wurden auch in den somatischen Zellkernen gefunden.

vorzugen. Diese Verhältnisse gehen wohl aus Photographie G, Tafel 1 und Fig. 20—35, Tafel 3 klar hervor. Die Chromosomen wandern immer unregelmäßig nach den Polen, nie wird eine Äquatorialplatte gebildet. Im allgemeinen werden sie zu mehr oder minder großen Ansammlungen zusammengefaßt, so daß ein, zwei oder drei größere Kerne entstehen von natürlich verschiedenster Chromosomenzusammensetzung. Doch bleiben immer einzelne Chromosomen oder Chromosomengruppen außerhalb davon, was sich durch die Eigentümlichkeit der Kernspindel



Fig. 6. Fertiger Bastardpollen.

leicht verstehen läßt (Fig. 35—42, Tafel 3). Bei Gelegenheit der Besprechung der Reduktionsteilung von *Dig. purp.* erwähnte ich schon das Auftreten von Tetraden in der Diakinese, was doch eine zeitige Chromosomenteilung andeutet. Dieser von den Eltern übernommenen Eigentümlichkeit verdankt es wohl der Bastard, daß trotz der vorhandenen Unregelmäßigkeiten bei der ersten Reifeteilung die zweite immer vorhanden ist. Nicht nur die größeren Kernansammlungen, sondern jedes einzelne versprengte Chromosom teilt sich, wie man aus Taf. 4, Fig. 43 bis 53 und der Photographie Taf. 1, Fig. F sehen kann. Es können je nach der Zahl der größeren Chromatinansammlungen

2—8 Tochterkerne entstehen, die meistens paarweise quantitativ ziemlich verschieden sind. Diese Verschiedenheit drückt sich nach dem Gesetz der Kernplasmarelation bei der nachfolgenden Spezialzellenbildung aus, wie aus Taf. 4, Fig. 54—60 ersichtlich ist. Unter Umständen können noch nachträglich zwei Kerne bis zu einem gewissen Grade verschmelzen (Taf. 4, Fig. 55). Kleinere Chromatinansammlungen haben oft (Taf. 4, Fig. 54, 57, 58 z. B.), aber nicht immer (Taf. 4, Fig. 59 und 60) die Tendenz eigene Spezialzellen zu bilden. Diese Miniaturkerne degenerieren aber in beiden Fällen früher als die größeren. Bis zur Bildung der Spezialzellen sieht das Zellplasma immer noch gesund aus.

Von diesem Zeitpunkt an ändert sich das aber rasch. Selbst junge Spezialzellen zeigen große Vakuolen in ihrem Plasma. Der Kern wird blaß oder klumpig. Jede, auch die kleinste Spezialzelle legt eine gut ausgebildete Exine an (Taf. 4, Fig. 61 und 62). Das ist die letzte Lebensäußerung des Pollenkorns. Es stirbt nun rasch ab. Nur in zwei Fällen (Taf. 4, Fig. 64) sah ich den Versuch der Bildung eines generativen Kerns. *Dig. lutea-purpurea* und *Dig. purpurea-lutea* verhalten sich bei der Pollenbildung insofern etwas verschieden, als bei ersterer häufig die endgültige Trennung der Spezialzellen unterbleibt. Man sieht bei ihr häufig zusammengesetzte Pollenkörner, wie Taf. 4, Fig. 61 und 62 zeigen. Dafür findet man bei *Dig. purpurea-lutea* mehr kleine und kleinste Spezialzellen. Nach allem Angeführten ist es selbstverständlich, daß die Größe der fertigen Pollenkörner (soweit man bei den degenerierten Resten von „fertig“ reden kann) sehr verschieden ist. Textfig. 6 zeigt eine Gruppe Pollenkörner der *Dig. lutea-purpurea*. Der größte Durchmesser war in diesem Fall bei dem größten Korn 35, bei dem kleinsten 14 Mikra. Die Größe der Pollenkörner kann aber bis auf 7 Mikra Durchmesser herabgehen.

Der Montgomeryschen Hypothese über die Konjugation väterlicher und mütterlicher Chromosomen dürften sich heute die meisten Forscher angeschlossen haben. Auf ihr fußend erwartete man a priori bei den unfruchtbaren Bastarden den Ausfall einer solchen Vereinigung zu finden. Die ersten daraufhin untersuchten Bastarde bestätigen aber diese Erwartung nicht. Erst kürzlich konnte Federley bei den *Pygaera*-Bastarden nachweisen, daß in den Prophasen der ersten Reifeteilung entweder gar keine Konjugation der artfremden Chromosomen oder nur eine solche von einzelnen Chromosomenpaaren stattfindet. *Dig. lutea-purpurea* ist meines Wissens der erste Pflanzenbastard, bei dem das Ausbleiben der Konjugation nachgewiesen worden ist. Ob sich bei den verschiedenen *Digitalis*-Mischlingen eine Stufenleiter zwischen gänzlich fehlender und normaler Affinität ergibt, wie sie Federley für *Pygaera* vermutet, müssen spätere Untersuchungen ergeben.

Die diploiden Chromosomen bilden bekanntlich bei der Reduktionsteilung eine typische Äquatorialplatte. Bei den Bastarden, die konjugierte und einfache Chromosomen aufweisen, können verschiedene Fälle eintreten. Entweder bilden doppelte und einfache Chromosomen zusammen eine Äquatorialplatte, bei deren Auseinanderweichen die einfachen sich teilen, die doppelten sich trennen (*Pygaera*), vielleicht auch

manchmal ungetrennt nach den Polen gezogen werden (*Syringa vulgaris* + *Syringa persica* nach Juel). Oder aber die Doppelchromosomen bilden eine Äquatorialplatte und die einfachen liegen unregelmäßig verteilt auf den Spindelfasern, werden nur ausnahmsweise in die Tochterkerne einbezogen und bald eliminiert (Beispiel: *Drosera rotundifolia* + *D. longifolia*). Auch wenn nur einfache Chromosomen vorhanden sind, kann eine Äquatorialplatte gebildet werden (*Pygaera*). Bei meinem *Digitalis*-Bastard geschah das nie. Immer lagen die Chromosomen unregelmäßig auf den Spindelfasern und wurden ungleichmäßig nach den Polen gezogen. Ein gleiches Verhalten gibt Federley für die apyrenen Spermien der reinen *Pygaera*-Arten an.

Es gibt Bastarde, deren Kernapparat noch vollkommen in Ordnung ist, bei denen aber (im allgemeinen nach der Tetradenteilung) Plasmatschwund in den Sporen eintritt (Beispiele: *Mirabilis Jalapa* + *M. tubiflora*; *Ribes aureum* + *R. sanguineum*); es gibt andere, die sowohl diese Degeneration zeigen, als auch starke Chromatinstörungen (Beispiel: *Syringia vulgaris* + *persica*), und endlich konnte Federley bei seinen *Pygaera*-Bastarden wohl starke Unregelmäßigkeiten bei den Reifeteilungen, aber nie Plasmatschwund nachweisen. Diesen Befunden entsprechend sind auch die Ansichten über die Unfruchtbarkeit von Bastarden (und Kulturpflanzen) mit verkümmerten Sporen verschieden. Man macht dafür verantwortlich:

1. Eine Entmischung des väterlichen und mütterlichen Chromatins (Häcker);
2. Die bei den Störungen der Reifeteilung eintretende Verteilung der Chromosomen (Federley);
3. Die Verdopplung der Chromosomenzahl bei ausbleibender Konjugation (Federley);
4. Eine Giftwirkung der artfremden Plasmen aufeinander, die zur Zeit der kritischen Perioden, besonders der Keimzellenbildung zum Ausdruck kommt (Baltzer, Federley);
5. Das Zusammentreten zweier Sexualzellen, die eine nicht-identische Entwicklungsrichtung haben (Tischler).

Bei den zweiten Reifeteilungen konnten bei verschiedenen Bastarden hier und da Doppelspindeln und andere Unregelmäßigkeiten beobachtet werden. Daß es sich dabei um die gleichen Störungen handelt wie bei dem *Digitalis*-Bastard, geht wohl aus der Juelschen Beschreibung der abweichenden Pollenmutterzellkernteilungen des *Syringa*-Bastards hervor: „Zuweilen kann eine richtige Kernplatte gebildet werden und die

Unregelmäßigkeit liegt nur in dem Auftreten einer Anzahl unregelmäßiger, starker Kinoplasmaabündel im Cytoplasma. Öfter aber entstehen völlig anormale Figuren. Es hat in diesen Fällen den Anschein, als ob die richtenden Kräfte der Kernfigurenausgestaltung in Unordnung geraten wären. Bei der Auflösung der Kernwand scheinen die Chromosomen zum größten Teil nach verschiedenen Richtungen auseinander getrieben zu werden und sich im Cytoplasma zu zerstreuen. . . Der zweite Teilungsschritt scheint regelmäßiger ausgeführt zu werden. Abweichungen bestehen im Auftreten des Chromatins im Cytoplasma. Es sieht aus, als ob ein Kern in mehrere Stücke zerfallen ist. Ihr Auftreten erklärt sich dadurch, daß der Kern der Zelle sich in einem früheren oder späteren Stadium durchschnürt hat und daß ein Schwesterkern dann in Stücke zerfallen ist. Man müßte sonst annehmen, daß die Chromosomen aus einem ungeteilten Kern in irgend einer Weise ausgeschieden werden. Nach Beendigung der Kernteilung bildet das freie Chromatin Miniaturkerne.“

Bei dem Juelschen Bastard waren die fraglichen Erscheinungen die Ausnahmen, bei meinem die Regel. Juel konnte daher die Zusammenhänge nicht klar überblicken; bei den Tausenden von Bildern, die mir zur Verfügung standen, war die Entwicklung bequem zu verfolgen. Juel war auf der richtigen Fährte, als er die „Unordnungen der richtenden Kräfte der Kernfigurenausgestaltung“ für die Störungen verantwortlich machte. Es handelt sich ja in der Tat um das Stehenbleiben des Kinoplasmaapparats auf dem frühen multipolaren Stadium. Die Hilfs-hypothesen sind unnötig. Die Entstehung der größeren und kleineren Kernansammlungen, der Versprengung der Chromosomen, versteht sich jetzt von selbst, ebenso die verschiedene Spezialzellenzahl und die überschüssigen Kerne derselben. Auch die „Doppelspindeln“ gehören in diesen Entwicklungskreis. Gerade auf sie hat man Vermutungen aufgebaut, daß die Unfruchtbarkeit der Bastarde auf einer wenigstens teilweisen Entmischung des väterlichen und mütterlichen Plasmas, auf einer Chromosomenrepulsion beruht. Es ist wahrscheinlich, daß in den meisten Fällen die beobachteten Doppelspindeln sich auf gleicher Grundlage wie bei *Digitalis* entwickelt haben. Ihr Auftreten spricht m. E. nicht für die Gonomerie, die Gruppierung der Chromosomen nach der elterlichen Herkunft.

*Dig. lutea-purpurea* weist sicher von allen bisher daraufhin untersuchten Bastarden die ausgeprägtesten Störungen des Reifeteilungsapparates auf. Trotzdem besteht unter den geschilderten Verhältnissen sicherlich die Möglichkeit, daß das eine oder andere Mal als Endresultat

eine wenigstens annähernd gleichmäßige Chromosomenverteilung erreicht wird, daß ein Kern einmal eine vollständige Chromosomengarnitur besitzt. Auch wenn darüber hinaus einige Chromosomen vorhanden sein sollten, so schadet das wohl kaum: Die Zelle eliminiert solche Chromosomen bei den nächsten Teilungen ohne Schwierigkeiten, wie wir von dem *Drosera*-bastard wissen. Wenn der Grund der Unfruchtbarkeit also in der ungleichen und unrichtigen Verteilung der Chromosomen ihren Grund hätte, müßte sich wenigstens hier und da einmal ein fertiles Pollenkorn finden. Ich habe viele Antheren des *Digitalis*-Bastards in Schnitte zerlegt und gefärbt. Ein nur einigermaßen normal aussehendes Pollenkorn kann bei so behandeltem Material der Beobachtung kaum entgehen. Nie habe ich unter Tausenden von Pollenkörnern ein ausgebildetes gefunden. Die beiden in Fig. 64 gezeichneten waren die einzigen, bei welchen wenigstens das Plasma keine sichtbaren Veränderungen aufwies. Wohl infolgedessen konnte der Kern noch einen Teilungsversuch machen, es blieb aber offenbar bei dem Versuch. Bei den Bastarden mit sehr gestörtem Kernapparat kann man also in diesen Unregelmäßigkeiten nicht die Grundursache der Sterilität annehmen.

Federley hebt hervor, daß die Verdoppelung der Chromosomen beim Ausbleiben der Konjugation eine schädigende Wirkung ausüben werde. Er stützt sich dabei auf die Tischlerschen Untersuchungen an Bananen. Tischler wies nach, daß die Bananenvarietäten mit doppelter und dreifacher Chromosomenzahl eine geringere Fertilität aufwiesen als die mit einfacher. Dabei ist aber zu berücksichtigen, daß bei den Bananen nicht nur die Zahl, sondern auch die Masse der Chromosomen verdoppelt und verdreifacht ist, was bei der Verdoppelung durch Ausbleiben der Konjugation nicht der Fall ist. Außerdem deuten bei den Bananen die mehrfach erfolgten Verdoppelungen doch schon auf Störungen hin, die vielleicht schon ihrerseits für die Herabsetzung der Fertilität verantwortlich zu machen sind. Auch daß die Zahl der Spindelfasern bei doppelter Chromosomenzahl nicht ausreicht, welche Möglichkeit Federley erwägt, will mir wenig einleuchten. Selbst wenn man die Spindelfasern als gegebene morphologische Strukturen von ganz bestimmter Zahl auffaßt, müßten doch soviel vorhanden sein, wie die addierte haploide Chromosomenzahl der Eltern beträgt, denn sonst könnten doch auch die somatischen Mitosen der Bastarde nicht typisch verlaufen. Sind die Spindeln aber der morphologische Ausdruck chemischer Vorgänge, so ist wieder darauf hinzuweisen, daß bei dem Ausbleiben der Konjugation die Chromatinmasse nicht vermehrt wird. Auch die Chromo-

somenverdoppelung scheint mir also auf die Fertilität der Bastarde wenig Einfluß zu haben.

Bleibt als Sterilitätsursache die Giftwirkung der artfremden Plasmen aufeinander und die nichtidentische Entwicklungsrichtung der zusammengebrachten Sexualzellen, Ursachen, die möglicherweise vergeschwistert sind. Die Entwicklungsrichtungen können insofern nicht zusammenpassen, als die Anpassung der haploiden an die diploide Generation gebrochen ist. Ein solcher Fall liegt bei *Dig. ferruginea* (nach unveröffentlichten Untersuchungen) vor. Diese *Digitalis*-Art kann unter Kultureinflüssen weitgehend steril werden. Es zeigte sich, daß der Embryosack dem Wachstum des Integuments nicht folgen kann. Bleibt sein Anschluß an das Integument teilweise erhalten, so entwickelt er sich normal, wenn nicht, so kollabiert er. (Die Pflanze hat die Fähigkeit, in solchen Fällen Adventivembryonen aus Nucellar- und Integumentzellen zu bilden.) Hier liegen Ernährungsstörungen vor, ein Mendelismus ist auch nicht ausgeschlossen. Jedenfalls gehören solche Fälle kaum rein hierher. Tischler stellt sich vielmehr vor, daß der Anreiz bei der Fusion der Sexualzellen einmal zu stark, einmal zu gering, niemals ausgeglichen ist, was sich beim Eintritt des Individuums in die kritische generative Periode auch äußerlich dokumentiert. In dieser Zeit sollen sich nach Baltzer und Federley auch die Wirkungen der Plasmagifte zeigen. Jedenfalls kommt es bei der Sporenbildung zu Energiemangel und Lähmungen. Mit diesen Ansichten stehen die Befunde bei dem *Digitalis*-Bastard in vollem Einklang. Das lange Verharren der Embryosackmutterzellkerne in der Synapsis, die Sistierung der Weiterentwicklung der Makrospore sind ebenso Hemmungserscheinungen, wie die mangelnde Konjugation der Chromosomen und das Verharren der Reifespindel auf der frühen multipolaren Stufe. Es ist dabei belanglos, ob das eine oder andere Symptom einmal ausbleibt, ob sich Plasmасchwund zeigt oder nicht, oder ob Konjugation und Reifeteilungen Unregelmäßigkeiten zeigen. Ob buchstäblich Energiemangel vorliegt, hervorgerufen durch die nicht ineinander greifenden Chemismen der Sexualzellen (das wäre „die nicht-identische Entwicklungsrichtung“ Tischlers), ob die Plasmagifte zu Lähmungen führen (das wäre „die Giftwirkung“ Baltzers und Federleys), soviel können wir sicher sagen: Die Verkümmernng der Sporen steriler oder wenig fertiler Bastarde ist eine Hemmungserscheinung. Die beobachteten Störungen bei den Reifeteilungen, ebenso wie der Plasmасchwund sind nur ein Ausdruck dafür, nicht die Ursache.

## Tafelerklärung.

Die Zeichnungen wurden von mir entworfen mit dem Abbéschen Zeichenapparat in Objekttischhöhe. 61, 62, 64 und 65 nach Seibert Objektiv V Oc. IV.; alle anderen nach Seibert Immersion 1/16, Oc. 2. Die Photographien wurden nach meinen Präparaten hergestellt von Herrn Hausmann, Göttingen. Winkel Imm. 1, 4, bei A-E CO 5, bei F. und G. CO. 3. Vergrößerung 1500. C. D. und E. wurden noch nachträglich über ein Diapositiv dreifach vergrößert.

Alle Präparate wurden mit Eisenhämatoxylin gefärbt.

- Tafel 1. A. Pollenmutterzelle von *Dig. purp.* Kern im Spirem. Beginnende Diakinese.  
 B. Diploide Kernplatte aus einer Samenanlage von *Dig. lutea*.  
 C. Makrosporenzellkern von *Dig. lutea-purpurea* in Diakinese.  
 D. Pollenmutterzellkerne von *Dig. purpurea* in Diakinese.  
 E. Pollenmutterzellkern von *Dig. lutea-purpurea* in Diakinese.  
 F. Pollenmutterzellen von *Dig. lutea-purpurea* in zweiter Reifeteilung.  
 G. Pollenmutterzellen von *Dig. lutea-purpurea* in erster Reifeteilung.

- Tafel 2. 1. Pollenmutterzellkern von *Dig. purpurea-lutea* in Teilung.  
 2. Embryosackmutterzelle von *Dig. lutea-purpurea* (Pfl. III). Länge der Samenanlage vom Krümmungsscheitel bis zur Mikropyle 100 Mikra. Kern in Synapsis.  
 3. Embryosackmutterzelle von *Dig. lutea-purpurea* (Pfl. III). Scheitellänge der Samenanlage 160 Mikra. Kern in Synapsis.  
 4. Embryosackmutterzelle von *Dig. lutea-purpurea* (Pflanze III). Scheitellänge der Samenanlage 190 Mikra. Kern in Synapsis.  
 5. Embryosackmutterzelle von *Dig. lutea-purpurea* (Pfl. III). Kern im Bouquet. Scheitellänge der Samenanlage 230 Mikra.  
 6. Embryosackmutterzelle von *Dig. purpurea-lutea* (Pfl. II). Kern im Spirem. Scheitellänge der Samenanlage 160 Mikra.  
 7. Embryosackmutterzelle von *Dig. purpurea-lutea* (Pfl. II). Kern im beginnenden Spirem. Scheitellänge der Samenanlage 260 Mikra.  
 8. Embryosackmutterzelle von *Dig. purpurea-lutea* (Pfl. II) geteilt. Scheitellänge der Samenanlage 200 Mikra.  
 9. Embryosackmutterzelle von *Dig. purpurea-lutea* (Pfl. II) geteilt. Scheitellänge der Samenanlage 212 Mikra.  
 10. Pollenmutterzelle von *Dig. purpurea-lutea* (Pfl. I). Kern in Synapsis.  
 11. Pollenmutterzelle von *Dig. lutea-purpurea* (Pfl. III). Kern in Synapsis.  
 12. Pollenmutterzelle von *Dig. lutea-purpurea* (Pfl. III). Kern in Synapsis.  
 13. Pollenmutterzelle von *Dig. lutea-purpurea* (Pfl. III). Kern in Synapsis.

- Tafel 3. 14. Pollenmutterzelle von *Dig. purpurea-lutea* (Pfl. II). Kern im Spirem.  
 15. Pollenmutterzelle von *Dig. purpurea-lutea* (Pfl. II). Kern in Diakinese. Etwas gequetscht.  
 16—19. Pollenmutterzellen von *Dig. purpurea-lutea* (Pfl. I). Kerne in Diakinese. Eine Ebene gezeichnet. Längster Durchmesser 13 Mikra.  
 20—35. Pollenmutterzellen in erster Reifeteilung. 22 und 28. *Dig. purpurea-lutea*: Pfl. I; 21. *Dig. purpurea-lutea*: Pfl. II. Die anderen *Dig. lutea-purpurea*: Pfl. III.



- 36—42. Pollenmutterzellen von *Dig. lutea-purpurea* (Pfl. III) nach erster Reifeteilung.
- Tafel 4. 43—53. *Dig. lutea-purpurea* (Pfl. III) in zweiter Reifeteilung.
- 54—60. Sich trennende Spezialzellen von *Dig. lutea-purpurea* (56, 58—60) und *Dig. purpurea-lutea* (54, 55 und 57).
- 61—62. Mangelhaft getrennte Spezialzellen von *Dig. lutea-purpurea*. Längster Durchmesser 35 Mikra.
- 63, 65. Spezialzellen von *Dig. purpurea-lutea*. 64 nach Imm. gezeichnet; 65 nach Objektiv. V.
64. Zwei Spezialzellen von *Dig. lutea-purpurea* in Kernteilung. Längster Durchmesser 12 und 14 Mikra.

## Literatur.

- Baur, E., Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. 2. Aufl., 1914.
- Baltzer, P., Über die Beziehung zwischen dem Chromatin und der Entwicklungs- und Vererbungsrichtung bei Echinodermenbastarden. Archiv f. Zellforschung V.
- Blaringhem, L., La notion d'espèce et la disjonction des Hybrides, d'après Charles Naudin.
- Candolle, A. de, Prodrömus.
- Federley, H., Das Verhalten der Chromosomen bei der Spermatogenese der Schmetterlinge *Pygaera anachoreta*, *curtula* und *pigra* sowie einiger ihrer Bastarde. Z. f. induct. Abstammungs- und Vererbungslehre, IX, 1912.
- Keeble, F., Pellew, C., Jones, W. N., The Inheritance of peloria and flowercolour in foxgloves. The New Phytologist IX, 1910.
- Juel, H. O., Die Tetradenteilung bei einer hybriden Pflanze. J. f. w. Bot. 35, 1900.
- Lindley, J., Digitalium Monographia 1821.
- Reichenbach, H. G., Kupfersammlung kritischer Gewächse. Leipzig 1824.
- fil., Die Solanaceen, Personaten usw. der mitteleuropäischen Flora. 1862.
- Rosenberg, O., Das Verhalten der Chromosomen bei einer hybriden Pflanze. B. d. D. bot. Ges. XXI. 1903.
- , Die Tetradenteilung der *Drosera*-Bastarde. B. d. D. bot. Ges. XXII, 1904.
- , Cytologische und morphologische Studien an *Drosera longifolia* + *D. rotundifolia*. Ref. in d. Z. f. induct. Abstammungs- und Vererbungslehre III. von G. Tischler.
- Tischler, G., Über die Entwicklung der Sexualorgane bei den sterilen *Bryonia*-Bastarden. B. d. D. bot. Ges. XXIV, 1906.
- , Über die Entwicklung des Pollens und der Tapetenzellen bei *Ribes*-Bastarden. J. f. wiss. Bot. XXXII.
- , Weitere Untersuchungen über die Sterilität der Bastarde. B. d. D. bot. Ges. XXV. 1907.
- , Zellstudien an sterilen Bastardpflanzen. Archiv f. Zellforschung I. 1908.
- , Untersuchungen über die Entwicklung des Bananenpollens. Archiv f. Zellforschung. V.
- Willkomm, M., Prodrömus Flora Hispan. 1860.

Anmerkung: Nach Abschluß dieser Studie bekam ich die Arbeit Tischlers: Chromosomenzahlform und Individualität im Pflanzenreich. Progress. Rei Bot. V. Der Verfasser erweitert darinnen seine oben erwähnten Ansichten dahin, daß die Sterilität der Hybridpflanzen teils von einem nicht harmonischen Chromosomensatz, teils von dem Vorhandensein eines oder einiger bestimmter Chromosomen abhängt. Die Gesundheit der vegetativen Zellen soll von der Anwesenheit beider Chromosomen-garnituren abhängen. Ich kann mich diesen Ansichten nicht ganz anschließen. Bei dem *Digitalis*-Bastard herrschen in den Gametenmutterzellen bezüglich der Chromosomenverhältnisse bis zur Bildung der multipolaren Spindel die gleichen Verhältnisse wie in den vegetativen Zellen. Trotzdem setzen die Störungen aber schon bald nach der Synapsis ein, zu einer Zeit also, wo noch beide Chromosomengarnituren im Kern vollzählig vorhanden sind. Daß zur Ausbildung einer fruchtbaren Gamete ein vollständiger haploider Chromosomensatz nötig ist, ist auch meine Ansicht. Wenn man aber bedenkt, daß wenigstens in vielen Fällen (so bei dem *Drosopa*-Bastard) überzählige Chromosomen eliminiert werden können, so scheint mir das Zustandekommen von Spezialzellkernen mit vollständiger haploider Chromosomengarnitur eines Elters doch nicht so selten, wie Tischler annimmt. Meine obigen Ausführungen bleiben m. E. also zu Recht bestehen.

---

## Referate.

Fruwirth, C. Versuche zur Wirkung der Auslese. Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung 3, 1916, S. 173—451.

Die Abhandlung berichtet über sehr umfangreiche zum Teil durch mehr als zehn Generationen durchgeführte Selektionsversuche in reinen Linien bzw. in rein gezüchteten Stämmen von einer Anzahl von landwirtschaftlichen Kulturpflanzen. Die Versuche sind zwar ursprünglich wohl von praktisch-züchterischen Gesichtspunkten aus begonnen, sind aber streng wissenschaftlich unter Vermeidung oder doch Berücksichtigung aller Fehlerquellen durchgeführt und gehören zu den besten und umfangreichsten ihrer Art.

Auch diese Untersuchungen ergeben, daß das „Variieren“ innerhalb einer reinen Linie im wesentlichen auf „Modifikationen“ beruht, und daß die Selektion von Modifikationen zu keinem Erfolg führt. Insofern schlagen also auch diese Versuche in die gleiche Kerbe, wie Johannsens klassische Versuche mit Gerste und Bohnen, und zahlreiche ähnliche Versuche der letzten Jahre.

Als nicht vererbare Modifikationen erwiesen sich z. B. Variationen der Färbung der Samenschale — mehr oder weniger dunkel marmoriert — der Krainer Linse (*Lens esculenta*), Variationen der Färbung — mehr grün oder mehr weißlich — der Samenschale einer Buschbohne (*Phaseolus vulgaris*), Variationen der Samenschalenfarbe einer reinen Linie einer blausamigen Erbse (*Pisum arvense*), der Samenschalenfarbe einer reinen Rasse von *Sinapis alba*, der Stärke der Behaarung der Samen einer reinen Linie von *Avena sativa* usw. Im einzelnen sei für alle diese Versuche auf das Studium der Originalabhandlung verwiesen.

Neben den nicht vererbaren und durch Selektion nicht beeinflussbaren Modifikationen kamen in den Fruwirthschen Kulturen, wie zu erwarten war, auch erbliche Variationen d. h. in einer heute sehr verbreiteten Terminologie: Mutationen vor, so trat in einem Selektionsversuch mit einer reinen Rasse von *Lupinus angustifolius* die von F. in dieser Zeitschrift Bd. 7, 1912, S. 235 beschriebene Mutation auf und ähnliche Fälle führt die vorliegende Abhandlung noch mehr an.

Außer über diese Modifikationen und Mutationen berichtet F. auch über mehrere sehr eigentümliche andere Formen des Variierens, die bisher noch recht mangelhaft bekannt sind. Es sind dies Variationserscheinungen, welche eine auffallende Ähnlichkeit mit der Vererbung der „Streifung“ bei *Mirabilis* und *Artirrhinum* aufweisen. F. deutet selbst die fraglichen von ihm beschriebenen Fälle nicht in dieser Weise, nach des Referenten Ansicht dürften aber doch wohl mehrere von F. beobachteten Variationserscheinungen in diese Gruppe gehören. Das gilt vor allem für die Variation der Färbung der Samenschale bei der Puy-Linse (*Lens esculenta*), welche normalerweise auf hellgrünem Grunde mehr oder weniger stark schwarz marmoriert ist, bei welcher aber gelegentlich rein schwarze Samen und rein schwarzsamige Pflanzen vorkommen, ferner gehört hierher die Variation der von F. untersuchten blauhülsigen Ackererbse (*Pisum arvense*). Hier variiert die Hülsenfarbe von schwach blau gefleckt auf grünem Grunde bis zu rein blau; auch

hier gehen aus der gescheckten Sippe in noch wenig aufgeklärter Weise andauernd einzelne weiterhin konstante einfarbige blaue Sippen hervor.

Außer den Angaben über das eigentliche Thema enthält die Abhandlung zahlreiche andere wertvolle Mitteilungen über mehr gelegentlich gemachte Beobachtungen, so über Wirkung erzwungener Selbstbefruchtung bei *Lupinus*, *Vicia* u. a., ferner Angaben über Kreuzungen von Rassen von *Sinapis*, *Pisum* u. a.

Baur.

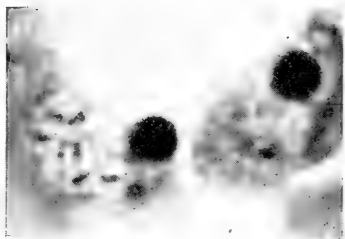
**Sutton A. W. Results obtained by crossing a wild pea from Palestine with commercial types.** Journ. Linnean Soc., Bot., XL, S. 427—437, 3 Taf., 1 Abb.

Die vom Verf. 1904 in Palästina gefundene wilde Erbse wies tiefgesägte Blättchen und Nebenblätter auf, die Blattachsen zeigten die violette Zeichnung, wie sie sich bei *P. arvense* findet, nicht, die Samen waren aber olivgrün, braun gesprenkelt. Im Wuchs war die Form dürrtiger wie *P. arvense*, die Blütenfarbe war — abweichend von allen Formen dieser Art — magentarot und die kleinen Hülsen zeigten innen wollige Haare, wie sie sich ähnlich in den Hülsen der Bohne *Faba vulg.* finden. Von 24 Bastardierungen mit Formen von *P. sativ.* und 16 solchen mit Formen von *P. arv.* gelangen nur vier so weit, daß sie bis  $F_4$  weitergeführt werden konnten. Nur eine dieser Bastardierungen: Palästina-Erbse  $\times$  *P. sativ. umbellatum* der Mumienerbse wird in der Mitteilung beschrieben. Die Mumienerbse besitzt weiße in Büscheln stehende Blüten, weiße, kugelige Samen mit schwarzem Nabel, keine Zeichnung in den Blattachsen und die bekannten stark verbänderten Achsen. Der eine bei dieser Bastardierung erhaltene Samen war kugelig, grünlich gefärbt und wies keinen schwarzen Nabel auf. In  $F_1$  wurde bei dieser Bastardierung eine Pflanze mit nicht gebüschelten Blüten und mit kleinen Hülsen erhalten, die Samen waren verschieden groß aber alle so gefärbt wie bei der Palästina-Erbse. In  $F_2$  brachten von den fünf reif gewordenen Samen vier keine Samen. Eine dieser vier wies Blüten mit der Färbung der *P. arv.* Blüte auf, die Blüten standen in Büscheln — was bisher nur bei weiß- und rosablühenden Erbsen bekannt war. Die fünfte, die im Äußeren von den übrigen vier abwich, zeigte nicht gebüschelte Blüten, verbänderte Achse, Blättchen mit leichter Säugung des Randes und kleine, braune gesprenkelte Samen mit schwarzem Nabel. In  $F_3$  u.  $F_4$  tauchten weitere abweichende Formen auf, unter welchen keine mit gebüschelten Blüten, magentaroten Blüten und gesägtem Blättchenrand war, aber sich solche mit weißen Blüten fanden. Die in  $F_3$  aufgetauchten neuen Formen 1, 3, 4, 5 und die in  $F_4$  erschienenen 2 und 6 waren die folgenden:

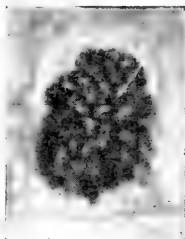
1. Blütenfarbe wie *P. arv.*, Blüten gebüschelt, Samen klein, Nabel schwarz;
2. Blütenfarbe weiß, Blattachsen ohne Zeichnung, Blättchen nicht gesägt, Same kleiner als bei der Mumienerbse, Nabel schwarz;
3. Blütenfarbe weiß, Blüten nicht gebüschelt, Blättchen nicht gesägt, Same gelb, Nabel schwarz;
4. Wie vorige, aber Blüten wie *P. arv.*, Same braun gesprenkelt, Nabel schwarz, Wuchs schwach;
5. Wie 4, aber kräftiger;
6. Wie Mumienerbse, aber Nabel schwarz.

Die geringe Pflanzenzahl ließ Feststellung von Spaltungszahlen nicht zu.

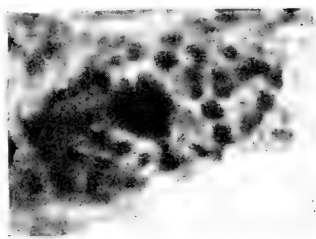
C. Fruwirth.



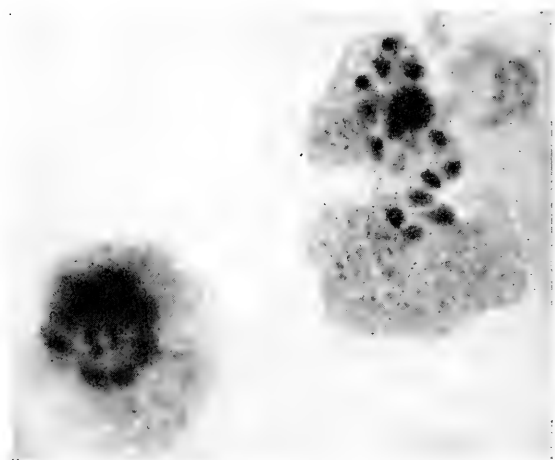
A



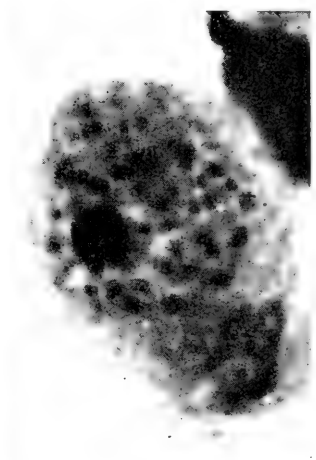
B



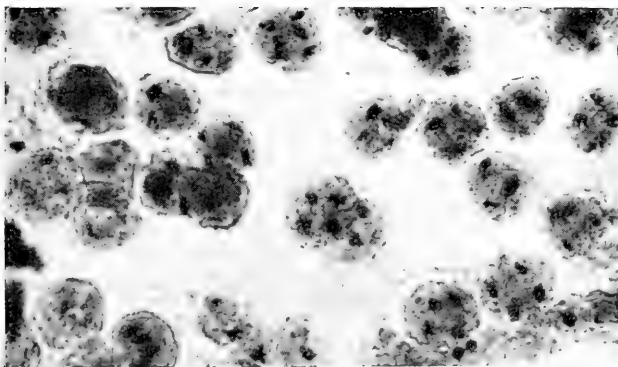
C



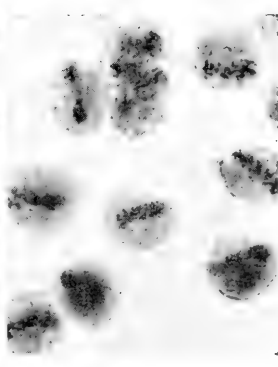
D



E

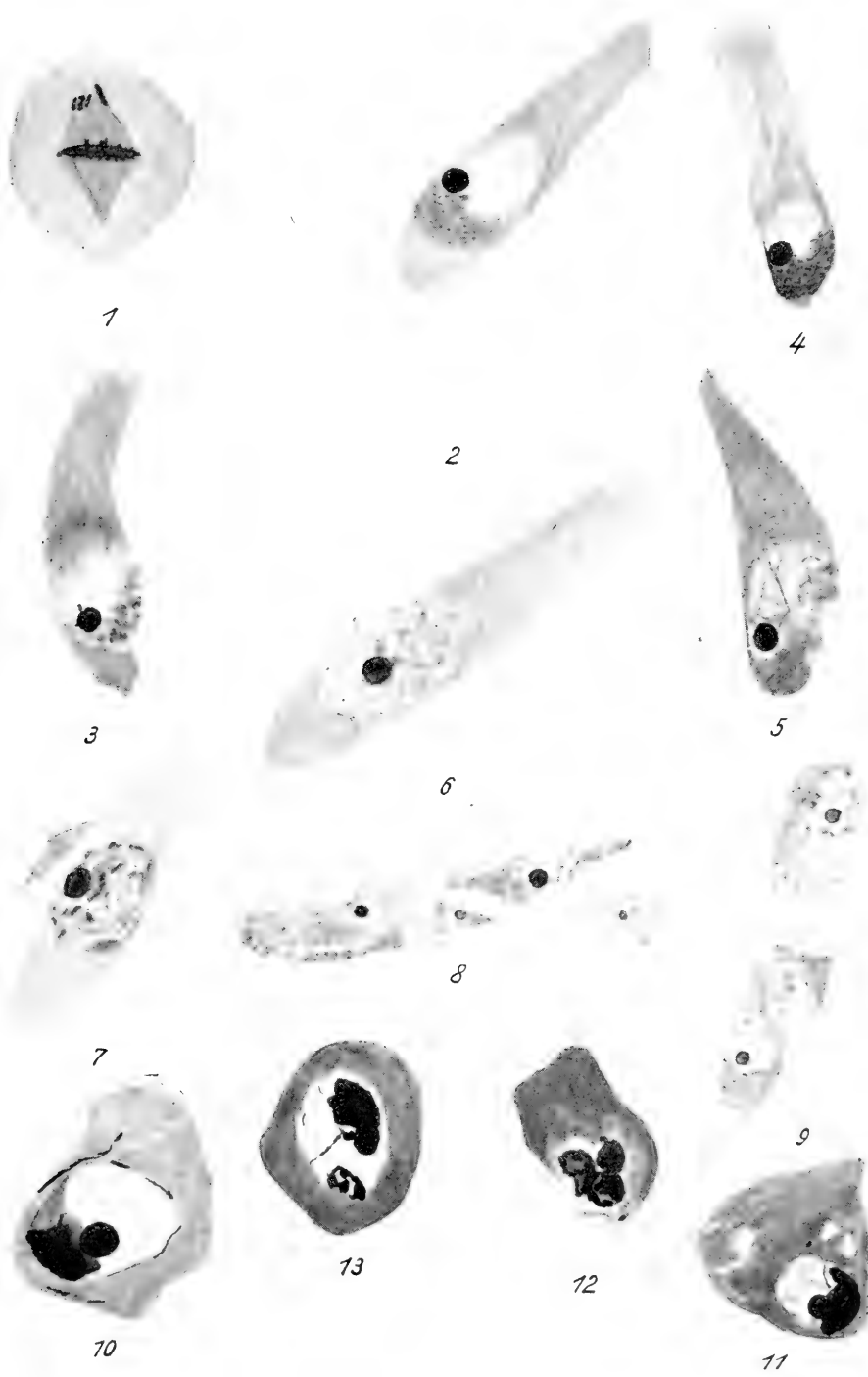


F



G

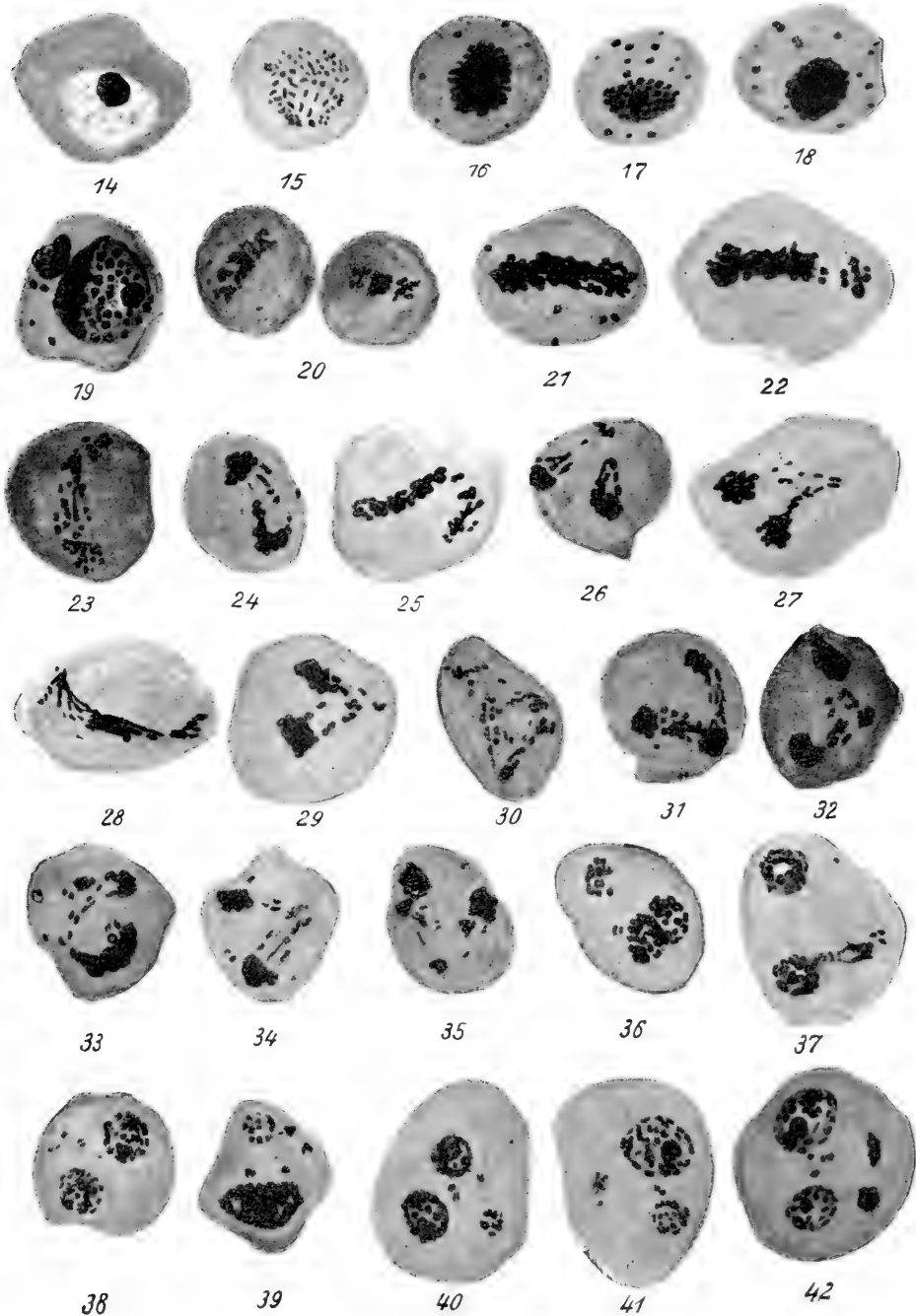




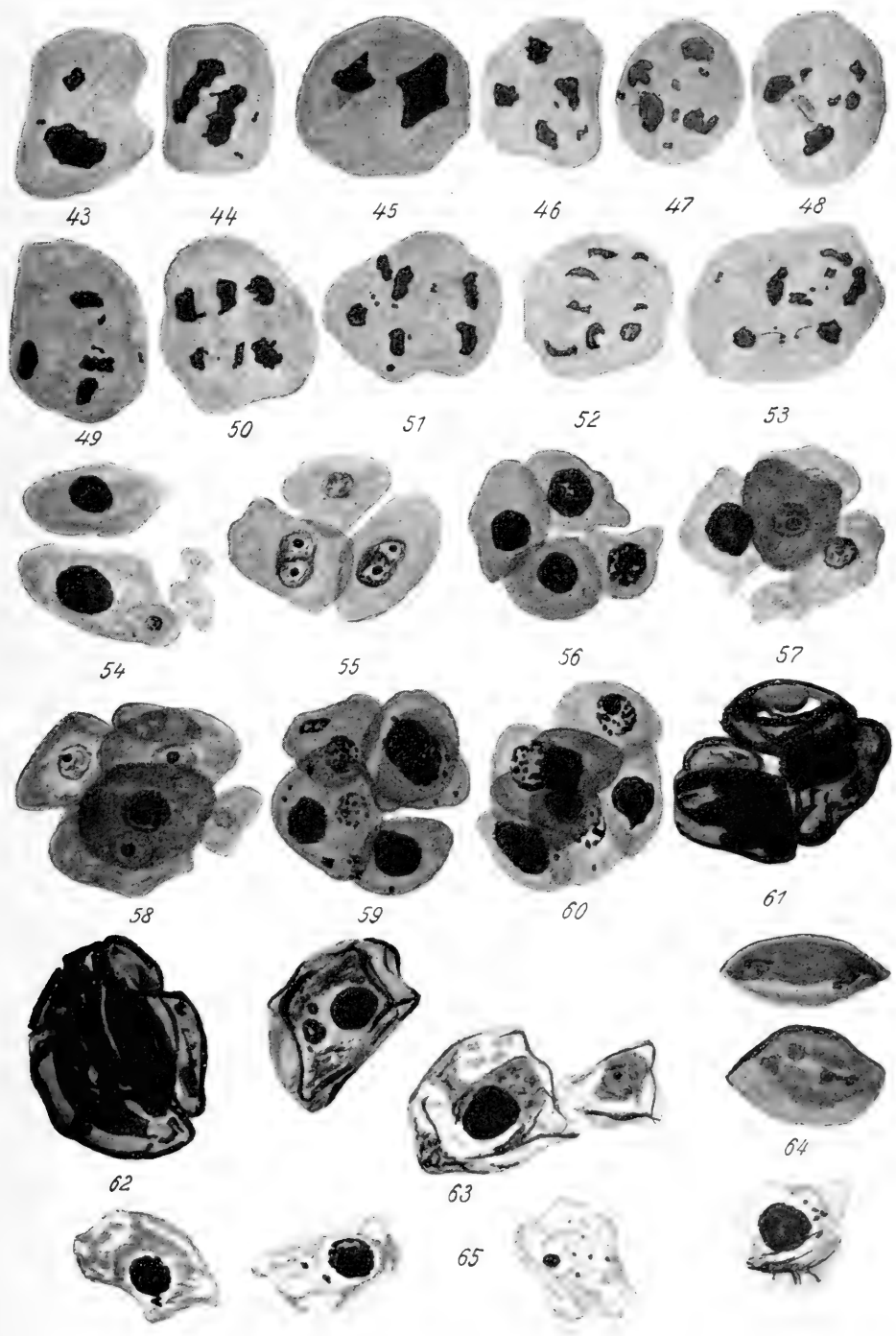
Haase-Bessell: *Digitalis*













Verlag von Gebrüder Borntraeger in Berlin W 35

Aus dem Pflanzenphysiologischen Institut der Universität Berlin.

**Beiträge zur allgemeinen Botanik,** Herausgegeben von:  
Geh. Regierungsrat Prof. Dr. G. Haberlandt, Direktor des Pflanzen-  
physiologischen Instituts der Universität Berlin. Mit zahlreichen  
Tafeln und Textabbildungen.

*Heft 1: G. Haberlandt, Das Pflanzenphysiologische Institut der  
Universität Berlin. Zur Einführung.*

*Otto Bannert, Über den Geotropismus einiger Inflores-  
zenzachsen und Blütenstiele. Mit 4 Textfiguren.*

*Erich Windel, Über die Beziehungen zwischen Funktion  
und Lage des Zellkernes in wachsenden Haaren. Mit  
11 Textfiguren und Tafel I.*

*Walter Rasch, Über den anatomischen Bau der Wurzel-  
haare einiger Glomifloren und seine Beziehungen zur  
Beschaffenheit des Bodens. Mit Tafel II u. III.*

*Robert Häuser, Untersuchungen an Makrogygnato-  
phyten von Piperaceen. Mit 39 Textfiguren.*

Vorzugspreis 7 M. 50 Pf.

*Heft 2: Else Wendel, Zur physiologischen Anatomie der Wurzel-  
knöllchen einiger Leguminosen. Mit Tafel IV und  
7 Textfiguren.*

*Hermann Otto, Untersuchungen über die Auflösung von  
Zellulosen und Zellwänden durch Pilze. Mit Tafel V.*

*Fr. Hagen, Zur Physiologie des Spaltöffnungsapparates.*

Vorzugspreis 8 M. 25 Pf.

Die „Beiträge zur Allgemeinen Botanik“ erscheinen in zwang-  
losen Heften, von denen 4–5 einen Band von etwa 35 Druckbogen  
bilden. Die Hefte werden den Abonnenten der „Beiträge“ zu einem  
Vorzugspreise geliefert. Im Einzelverkauf erhöhen sich diese Preise  
um 25%.

In den „Beiträgen zur Allgemeinen Botanik“ werden zunächst  
nur die im Pflanzenphysiologischen Institut der Universität Berlin aus-  
geführten Arbeiten veröffentlicht.

**Ausführliche Verlagsverzeichnisse kostenfrei**

Inhaltsverzeichnis von Bd. XVI Heft 3/4

Abhandlungen

	Seite
Atkinson, Geo. F., Sorting and blending of "unit characters" in the zygote of <i>Oenothera</i> with twin and triplet hybrids in the first generation . . . . .	193-238
Vries, H. de, Güte, Härte und Leere Samen von <i>Oenothera</i> . . . . .	239-292
Haase-Bessel, Gertraud, Digitalisstudien I . . . . .	293-314

Referate

Fruwirth, C., Versuche zur Wirkung der Auslese. Baum . . . . .	315
Sutton, A. W., Results obtained by crossing a wild pea from Palestine with commercial types. Fruwirth . . . . .	316

Titel und Inhalt von Bd. XVI

---

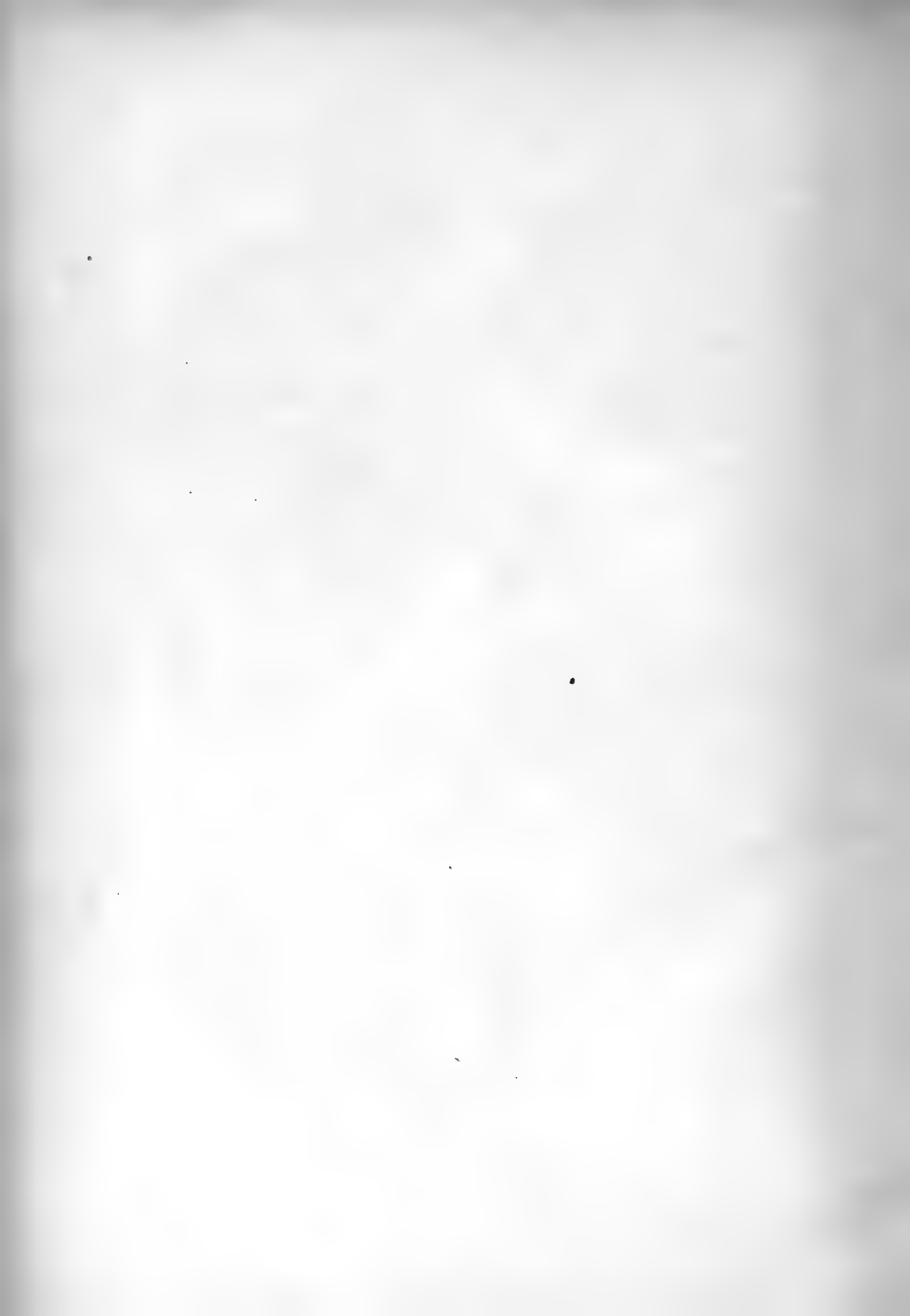
Verlag von Gebrüder Borntraeger in Berlin W 35

---

**Deutschland**, dargestellt auf Grund eigener Beobachtung, der Karten und der Literatur von **Professor Dr. Gustav Braun**, Direktor des Geographischen Institutes der Universität Basel. Zwei Bände. I: Textband, XI und 383 Seiten. II: Tafelband mit 33 Tafeln, Erläuterung u. 10 Beilagen. In 2 Leinenbänden gebunden 16 Mk. 50 Pfg.

*Seit Albrecht Preuchts großem Werk über „Das Deutsche Reich“ aus dem Jahre 1887 ist keine geographische Darstellung mehr erschienen, die es versucht, in größerem Umfang eine Beschreibung unseres Vaterlandes auf wissenschaftlicher Grundlage zu liefern, die einen guten Überblick über das Ganze nach in methodischer Ordnung und Auswahl Einzelheiten bringt. Inzwischen aber hat die Geographie ihre außerordentliche Stellung im System der an den Universitäten vertreteten Fächer erlangt und eine kräftige neue Entwicklung genommen. Inzwischen wurden die großen Karten des Deutschen Reiches in 1:100000 und 1:200000 nahezu vollständig herausgegeben. Es war daher an der Zeit, eine neue auf diesen Grundlagen beruhende Beschreibung Deutschlands zu geben, eine Beschreibung, die von der Schreibstube in die Natur hinausführt und die Kenntnis deutschen Bodens bei allen Gebildeten unserer Nation stärken und fördern soll. Wer betrachtet daher dies Werk als eine nationale Angelegenheit, eine Darstellung Deutschlands für Deutsche, da gerade jetzt, wo wir uns auf unsere Heimat und uns selbst besinnen, am Platze ist und jedenfalls Beachtung verdient. Die Verlagsbuchhandlung,*











New York Botanical Garden Library



3 5185 00289 1933



